

UNIVERSIDAD DE VALLADOLID

ESCUELA UNIVERSITARIA DE INGENIERÍAS AGRARIAS

**PROGRAMA DE DOCTORADO: SALUD, MEDIO AMBIENTE Y CALIDAD DE LOS
ALIMENTOS**



**Efecto del Secado Parcial de Raíces en la vid ‘Tempranillo’ cultivada
franca de pie o injertada sobre el portainjerto Criolla Negra
en campo o contenedor**

Tesis Doctoral

Sonia J. Piña L.

Soria, 2015

UNIVERSIDAD DE VALLADOLID
ESCUELA UNIVERSITARIA DE INGENIERÍAS AGRARIAS
PROGRAMA DE DOCTORADO: SALUD, MEDIO AMBIENTE Y CALIDAD DE LOS
ALIMENTOS



**Efecto del Secado Parcial de Raíces en la vid ‘Tempranillo’ cultivada
franca de pie o injertada sobre el portainjerto Criolla Negra
en campo o contenedor**

Tesis doctoral presentada por Sonia Josefina Piña Lobo
Para optar al grado de Doctor por la Universidad de Valladolid

Directores:

Dr. Reinaldo Pire

Dr. Julio Díez Casero

Soria, 2015

Palencia _____ de _____

Tribunal nombrado por el Mgfico. y Excmo. Sr Rector de la Universidad de Valladolid de Palencia, el día _____ de _____ de _____

Presidente D. _____

Vocal D. _____

Vocal D. _____

Vocal D. _____

Secretario D. _____

Realizado el acto de defensa y lectura de la tesis el día _____

de _____ de _____

en _____

Calificación _____

EL PRESIDENTE

LOS VOCALES

EL SECRETARIO

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas e instituciones que hicieron posible la realización de este trabajo especialmente:

A la Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado” (Venezuela) y a la Universidad de Valladolid (España) por hacer posible la realización de mis estudios de Doctorado.

Al Dr. Reinaldo Pire, Director de esta tesis, por su ayuda inestimable y disponibilidad en todas las fases del desarrollo de este trabajo, así como por haberme facilitado todos los medios a su alcance tanto para su consecución como para mi formación.

Al Dr. Julio Díez Casero Director de esta tesis, por su apoyo incondicional y orientación en la realización de la misma.

Al Dr. Jesús Ciria por su amistad y apoyo en todo el tiempo de mi estadía en Soria.

Al Dr. Vicent Arbona de la Universitat Jaume I y a su equipo de laboratorio por su invalorable colaboración en la determinación del ABA.

A las Profesoras Marielena Sanabria, Grisaly García y Rosario Valera por su colaboración en la medición de las estructuras anatómicas.

A Diana, Nahum Bastidas y Mario Mendoza por su ayuda permanente tanto en el mantenimiento de los viñedos como en la recolección de datos y Andrés Pérez por haber realizado todos los injertos necesarios en los ensayos.

A las TSU Naileth Méndez y Aracelis Jiménez por su valiosa colaboración en el procesamiento de muestras para la determinación de diferentes variables.

A la Ing. Agr. María L. Sierra de Pire por sus consejos siempre oportunos.

A Zuleika, Geli, Marcelo, Vero, Yova, Raquel quienes fueron un gran apoyo en los años en que viví en España y a Omaira por su colaboración en los momentos más necesarios.

A Liliana y Favio quienes me acogieron como un miembro más de su familia.

A mi madre, Arroyo, hermanas y hermano, sobrinos y sobrinas que con su amor y cariño me animan a seguir adelante.

A Alexis por su comprensión y apoyo en todo momento.

A mi amigo Carlos por su gran apoyo incondicional en la fase final de la tesis, su ayuda fue clave en la culminación de la misma.

Y por sobre todo a Dios que siempre me acompaña.

A Dios por sobre todas las cosas

A mi madre con todo mi amor

ÍNDICE

ÍNDICE.....	I
ABREVIATURAS	VII
RESUMEN	VIII
ABSTRACT	X
INTRODUCCIÓN	1
ASPECTOS BOTÁNICOS Y MORFOLÓGICOS DE LA VID	2
<i>Cultivar Tempranillo</i>	2
<i>Portainjertos</i>	3
<i>Portainjerto Criolla Negra</i>	3
RELACIONES HÍDRICAS DE LA PLANTA	4
RESPUESTAS DE LA VID AL DÉFICIT HÍDRICO	5
RESPUESTAS FISIOLÓGICAS	7
POTENCIAL HÍDRICO	8
CONDUCTANCIA ESTOMÁTICA	9
ÁCIDO ABCSÍCO (ABA).....	10
PROLINA	11
EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA.....	12
RESPUESTAS ANATÓMICAS	13
RESPUESTAS EN EL CRECIMIENTO DE LAS VIDES ANTE EL ESTRÉS HÍDRICO	13
<i>Vegetativas</i>	13
<i>Reproductivas</i>	15
DESCRIPCIÓN DE LA TÉCNICA DE RIEGO SECADO PARCIAL DE RAÍZ	17
OBJETIVOS	20
MATERIALES Y MÉTODOS	21
ENSAYO DE CONTENEDOR	21
VARIABLES EVALUADAS	24
A. VARIABLES FISIOLÓGICAS	24
<i>Potencial hídrico foliar y conductancia estomática</i>	24
<i>Ácido abscísico (ABA)</i>	25
<i>Prolina</i>	26
B. VARIABLES VEGETATIVAS	26
<i>Longitud de rama y área foliar</i>	26
<i>Biomasa seca, parte aérea y raíz</i>	27
C. VARIABLES ANATÓMICAS	27
<i>Diámetro de raíz, estela y vasos</i>	27
ENSAYO DE CAMPO.....	27
DESCRIPCIÓN DE LOS TRATAMIENTOS	28
HUMEDAD DEL SUELO.....	29
VARIABLES FISIOLÓGICAS.....	30
<i>Potencial hídrico foliar y conductancia estomática</i>	30
VARIABLES VEGETATIVAS	30
<i>Crecimiento de los brotes</i>	30
<i>Área foliar</i>	30

<i>Biomasa seca parte aérea</i>	30
COMPONENTES DEL RENDIMIENTO	31
<i>Peso de racimos por planta</i>	31
<i>Rendimiento</i>	31
<i>Eficiencia de uso del agua (EUA)</i>	31
VARIABLES DE CALIDAD	31
<i>Color y polifenoles en uva</i>	32
<i>Antocianos y polifenoles por extracción y espectrofotometría UV-visible</i>	32
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	33
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	34
ENSAYO DE CONTENEDOR	34
<i>Potencial hídrico foliar</i>	34
<i>Conductancia estomática</i>	36
ÁCIDO ABCÍSICO (ABA)	39
<i>Prolina</i>	43
<i>Variables anatómicas</i>	45
<i>Crecimiento Vegetativo</i>	47
ENSAYO DE CAMPO	56
<i>Humedad del suelo</i>	56
VARIABLES FISIOLÓGICAS	61
<i>Potencial hídrico foliar (PHF) y conductancia estomática (CE)</i>	61
<i>Prolina y ácido abscísico (ABA)</i>	64
<i>Crecimiento vegetativo</i>	67
<i>Componentes del rendimiento</i>	70
<i>Eficiencia de uso del agua</i>	73
VARIABLES DE CALIDAD	75
CONCLUSIONES GENERALES	79
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	81

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los tratamientos de riego.....	28
Tabla 2. Potencial hídrico foliar (-MPa) al mediodía en viñas en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	36
Tabla 3. Conductancia estomática ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en viñas en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN...	38
Tabla 4. Contenido de prolina ($\mu\text{mol.g}^{-1}$) en hojas de vid en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	43
Tabla 5. Área foliar ($\text{cm}^2.\text{planta}^{-1}$) de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	49
Tabla 6. Longitud de ramas (cm.planta^{-1}) de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	50
Tabla 7. Masa seca (g.planta^{-1}) de los brotes de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	51
Tabla 8. Masa seca (g. planta^{-1}) de la raíz de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.....	54
Tabla 9. Relación entre la masa de la raíz y la parte aérea de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal.....	54
Tabla 10. Contenido promedio de humedad del suelo y potencial mátrico a diferentes profundidades en el lado “seco” de la planta medido inmediatamente antes de realizar el cambio de riego en los tratamientos de PRD en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo.....	60
Tabla 11. Potencial hídrico foliar (PHF) y conductividad estomática (CE) en hojas de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes	

regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo.....	62
Tabla 12. Parámetros vegetativos en plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo.....	68
Tabla 13. Componentes del rendimiento en plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo.....	71
Tabla 14. Variables de calidad de frutos de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclo de cultivo.....	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama del secado parcial de raíces.....	17
Figura 2. Planta conformada por un brote utilizando el sistema de raíces divididas (split-root) en dos contenedores.....	22
Figura 3. Sistema de riego (PRD) en plantas de Criolla Negra, Tempranillo franco de pie y Tempranillo injertada sobre Criolla Negra.....	22
Figura 4. Relación entre las lecturas del TDR y la humedad del sustrato utilizado en el ensayo de riego con plantas de vid en contenedores.....	23
Figura 5. Curva de retención de humedad del sustrato utilizado en el ensayo de riego con plantas de vid en contenedores.....	24
Figura 6. Representación de los cinco tratamientos de riego en el cultivar Tempranillo injertado sobre Criolla Negra.....	28
Figura 7. Potencial hídrico foliar (-MPa) al mediodía en viñas en función del riego y el material vegetal. Las barras verticales representan el error estándar. CN: Criolla Negra; T: Tempranillo; T/CN: T injertado sobre CN. Valores seguidos por una misma letra en cada material vegetal no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)	35
Figura 8. Contenido de ABA en materiales de vid sometidos a diferentes regímenes de riego. (a, b): comparaciones entre hojas del material vegetal para un mismo tratamiento de riego; (c): comparaciones entre raíces en cada tratamiento de riego y zona de humedecimiento para un mismo material vegetal. CN: Criolla Negra; T: Tempranillo; T/CN: T injertado sobre CN. 1 al 5 son los tratamientos de riego, de mayor a menor (Tukey, $P \leq 0,05$).	40
Figura 9. Diámetro de raíz (a), diámetro de estela (b), número de vasos (c) y diámetro de vasos (d) en raíces de materiales de vid sometidos a diferentes regímenes de riego. CN: Criolla Negra; T: Tempranillo; T/CN: T injertado sobre CN. Las barras verticales representan el error estándar. Valores seguidos por una misma letra en cada material vegetal no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)	46
Figura 10. Curva de retención de humedad del suelo del ensayo en el que se estudió el efecto del riego sobre la vid ‘Tempranillo’	56
Figura 11. Curva de calibración que permitió convertir las lecturas directas de la sonda de neutrones en porcentajes reales de la humedad del suelo.....	57
Figura 12. Evolución del contenido de agua del suelo en todo el perfil del suelo (promedio de cuatro profundidades) en los tratamientos de riego PRD en los cuatro	

ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’	58
Figura 13. Evolución del contenido de agua del suelo en todo el perfil del suelo (promedio de cuatro profundidades) en los tratamientos que recibieron igual cantidad de agua en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’	59
Figura 14. Contenido promedio de agua a diferentes profundidades en todo el perfil del suelo (promedio de cuatro profundidades) en los tratamientos de riego PRD en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’	61
Figura 15. Contenido de prolina en hojas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de humedad del suelo. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc (Tukey, $P \leq 0,05$).....	65
Figura 16. Concentración de ABA en hojas de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100 o 33 % de la ETc (Tukey, $P \leq 0,05$).....	67
Figura 17. Eficiencia de uso del agua en plantas Tempranillo injertada sobre Criolla Negra sometidas a diferentes estrategias de riego. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc (Tukey, $P \leq 0,05$).....	74

ABREVIATURAS

ABA ácido abscísico

CN Portainjerto Criolla Negra

CE conductancia estomática

EUA Uso eficiente del agua

PHF Potencial hídrico foliar

PRD Secado Parcial de raíces

SST Sólidos solubles totales

T Cultivar Tempranillo franco de pie

T/CN Cultivar Tempranillo injertado sobre Criolla Negra

RESUMEN

En Venezuela, las zonas aptas para el cultivo de la vid están ubicadas principalmente en regiones áridas o semi-áridas donde el uso eficiente del riego es un componente clave en la producción. El secado parcial de raíces (PRD) es una técnica de irrigación con un ahorro potencial del agua de riego en los viñedos, sin una reducción aparente en la producción de uva. Sin embargo, en el país esta técnica no ha sido demostrada. El objetivo general de este estudio fue estudiar los efectos que provoca la estrategia de riego PRD sobre aspectos de la fisiología, anatomía, crecimiento vegetativo, reproductivo y de calidad en el cv. Tempranillo, en condiciones de vivero o campo, en la localidad de El Tocuyo (9° 48' N; 610 msnm), estado Lara, Venezuela, un país ubicado en plena región tropical. En el primer ensayo se evaluó el efecto de cinco niveles de riego (-0,02; -0,08; -0,14; -0,23 y -0,38 MPa) empleando secado parcial de raíces (PRD) sobre tres tipos de material vegetal: el cv. Tempranillo (T), el portainjerto Criolla Negra (CN) y la injertación de ellos (T/CN), cultivados en contenedores mediante la técnica de raíces divididas (*split root*). Los 15 tratamientos resultantes, combinados en un arreglo factorial, fueron evaluados en un diseño completamente al azar con seis repeticiones. En el segundo ensayo se evaluó el efecto de diferentes formas de aplicación de riego sobre la vid Tempranillo injertada sobre Criolla Negra en condiciones de campo durante cuatro ciclos de desarrollo del cultivo. Los tratamientos consistieron en riego PRD aplicando 100, 67 o 33 % de la evapotranspiración del cultivo (ET_c); adicionalmente, se emplearon dos tratamientos testigo que también recibieron el 100 % de la ET_c pero mediante riego convencional utilizando un gotero (TA) o dos goteros por planta (TB). En el primer ensayo se encontró que el déficit de humedad afectó negativamente al potencial hídrico foliar y la apertura estomática, el potencial mínimo alcanzado fue muy similar en los tres materiales y varió entre -1,29 y -1,33 MPa, con una conductancia estomática (CE) promedio de 102,5 mmol·m⁻²·s⁻¹. La concentración de ABA, en hojas y raíces, y prolina se incrementaron en las plantas sometidas a mayor déficit hídrico en los tres materiales vegetales. Se detectó que los niveles de ABA pudieron aumentar en períodos cortos de tiempo sugiriendo que un potencial hídrico de -0,38 MPa en el sustrato puede ser suficiente para producir el estímulo que promueva la síntesis de ABA en la planta en el período de sólo 3 días. En CN se observó la tendencia a incrementar el número de vasos del xilema con menor diámetro en la raíz en función al incremento del déficit hídrico como una defensa contra riesgos de embolias, mientras que en T/CN no se observó una tendencia aparente. El crecimiento vegetativo estuvo estrechamente asociado con el nivel de estrés por lo que la longitud de brotes, área foliar y biomasa seca decrecieron paulatinamente a medida que disminuyó la humedad del sustrato. En el segundo ensayo se alcanzaron potenciales de humedad en el suelo cercanos a -1,0 MPa en el tratamiento PRD-33, lo cual originó potenciales foliares de -1,4 MPa y CE de sólo 94,6 mmol·m⁻²·s⁻¹. De igual forma, las concentraciones de ABA y prolina en las hojas tendieron a aumentar con el nivel de estrés. En algunas ocasiones los tratamientos testigo (TA y TB), que junto al PRD-100 recibieron similares volúmenes de riego, tuvieron respuestas similares pero en muchos casos el TB mostró mejor comportamiento, lo que se atribuyó a una mejor distribución del agua del suelo debido al hecho de recibir el riego a ambos lados de la planta. De forma similar a lo observado en el ensayo en contenedores, las variables vegetativas estuvieron bien asociadas con los niveles de déficit hídrico. El rendimiento de las plantas fue bastante bajo en algunos ciclos, pero sus componentes, especialmente el peso del racimo decreció en la medida que los tratamientos de PRD aplicaban menor cantidad de agua. Entre los componentes de la calidad se observó mayor respuesta en los sólidos solubles, y en menor grado en la acidez, antocianos y polifenoles.

Asimismo, la eficiencia de uso del agua aumentó a medida que disminuyó el volumen del riego aplicado mediante PRD. Se concluye que los tratamientos de PRD con aplicación de sólo una fracción de la ETc favorecen el ahorro de agua a costa de disminuciones importantes en parámetros vegetativos y reproductivos de la planta. Sin embargo, en virtud del importante incremento de la eficiencia de uso del agua es una estrategia a considerar en zonas con escasez de agua para riego. Finalmente, es de destacar que un aporte interesante de este estudio consistió en detectar los potenciales de humedad del suelo capaces de producir el estímulo que promueve la producción de ABA, así como el corto período de tiempo en que ello ocurre.

Palabras clave: *Vitis vinifera*, irrigación, PRD, ácido abscísico, peso de racimo, rendimiento, eficiencia del uso del agua

,

ABSTRACT

In Venezuela, suitable areas for growing grapes are mainly located in arid or semi-arid regions where efficient irrigation use is a key component for the production. The partial drying of roots (PRD) is an irrigation technique with a potential of saving water in the vineyards, with no significant reduction in grape production. However, this technique has not been demonstrated in our country. The study aimed to evaluate the effects of the PRD irrigation strategy on physiology, anatomy, vegetative and reproductive growth, and quality of the cv. Tempranillo, under nursery or field, in El Tocuyo ($9^{\circ} 48' N$; 610 masl), Lara State, Venezuela, a country located in middle of the tropical region. In the first trial the effect of five irrigation levels (-0.08; -0.14; -0.02 -0.23 and -0.38 MPa substrate water potential) on three plant materials: cv. Tempranillo (T), Criolla Negra rootstock (CN), and Tempranillo grafted on CN (T/N) grown in pots using the technique of split roots was evaluated using the partial root drying (PRD) irrigation technique. The resulting 15 treatments, in a factorial arrangement, were evaluated in a completely randomized design with six replications. In the second trial, the effect of different forms of irrigation application on Tempranillo grafted on Criolla Negra was evaluated under field conditions during four growing cycles. The treatments consisted in PRD irrigation applying 100, 67 or 33 % of crop evapotranspiration (ET_c); additionally, two control treatments that also received 100 % ET_c by a conventional drip irrigation with one emitter (TA) or two emitters per plant (TB) were used. In the first trial, water deficit negatively affected the leaf water potential and stomatal opening; the minimum potential reached was very similar in all three materials and varied between -1.29 and -1.33 MPa, with a mean stomatal conductance (EC) of $102.5 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Concentration of ABA, in leaf and root, and proline increased in plants under more severe water deficit in the three plant materials. ABA levels could increase in short periods of time suggesting that substrate water potential at -0.38 MPa may be sufficient to promote ABA synthesis in the plant in a 3-day period. Number of xylem vessels with smaller diameter tended to increase as water increased in CN in defense against embolism, but no tendency was evident in T/CN. Vegetative growth was closely associated with the stress level so that shoot length, leaf area and dry biomass gradually decreased as the substrate moisture decreased. In the second test soil water potential reached about -1.0 MPa in PRD-33, resulting in leaf potential -1.4 MPa and CE of $94.6 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Similarly, leaf ABA concentrations and proline tended to increase with the stress level. Sometimes control treatments (TA and TB), which along with the PRD-100 received similar amounts of irrigation water, had similar responses, although in many cases the TB showed better behavior, which was attributed to a better distribution of soil water due to receiving irrigation on both sides of the plant. Similar to what was observed in the pot trial, vegetative parameters were well associated with the water deficit levels. Yield was quite low in some cycles, but components, especially bunch weight decreased as less water was applied by PRD treatments. Among the components of fruit quality, the soluble solids showed the more consistent response, while acidity, anthocyanin and polyphenol contents showed less persistent responses. Also, water use efficiency increased as volume of irrigation applied by PRD decreased. It is concluded that the PRD treatments using only a fraction of the ET_c favor water saving at the expense of significant reductions in vegetative and reproductive parameters of the vine. However, considering the significant increase in water use efficiency it is a strategy to be considered in areas with

scarcity of irrigation water. Finally, it should be noted that an interesting contribution of this study was to detect a soil moisture potential capable of producing the stimulus that promotes the production of ABA, and the short time in which it occurs.

Keywords: *Vitis vinifera*, irrigation, PRD, abscisic acid, bunch weight, yield, water use efficiency

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

La vid *Vitis vinifera* L. tiene entre sus características la de adaptarse a diversidad de situaciones ambientales, lo que hace posible que se encuentren plantaciones de vid desde climas templados hasta tropicales. En Venezuela, las zonas aptas para el cultivo de la vid, están ubicadas principalmente en regiones áridas o semi-áridas donde las condiciones de temperatura, humedad relativa y luminosidad son favorables al desarrollo de la planta (Bautista y Vargas, 1981). Bajo condiciones tropicales el cultivo de la vid, además de asociarse a factores favorables del microclima de algunas zonas, también debe vincularse con prácticas culturales apropiadas para la conducción y manejo de la plantación (Bautista, 1995).

La escasez de agua es el factor más importante que limita la producción agrícola en todo el mundo. Por lo que su uso eficiente, se ha convertido en un factor importante en la producción de cultivos en zonas áridas y semiáridas, debido a la escasez cada vez más acentuada de este recurso (Kang y Zhang, 2004). En las zonas áridas la falta de agua es común y es necesario complementar el agua de lluvia con riegos. En Venezuela cerca de 50.000 km² está representado por tierras secas o semiáridas (Díaz, 2001), lo que significa que no se puede mantener una agricultura sin riego.

El riego es necesario cuando la vid se cultiva en regiones áridas, sin embargo esto conlleva a un incremento en el vigor en términos de crecimiento vegetativo (Bindon et al., 2008). Este exceso de vigor de las vides tiene efectos negativos sobre la composición química y calidad de las bayas (Dry et al., 2001; Intrigliolo y Castel, 2008). El uso eficaz del riego es un componente clave en la producción de vides en zonas áridas y semiáridas del mundo. Regulando el riego se logra un balance entre el crecimiento vegetativo y reproductivo. Por lo tanto la regulación del riego en la viña es un buen método de control del crecimiento vegetativo, del rendimiento total en uva, y de la calidad de las bayas que se obtienen (Ferreira et al., 2002).

Siendo el agua uno de los factores más limitantes en la producción de plantas, la productividad de la mayoría de los cultivos está directamente relacionada con el volumen de agua consumida a través del proceso de evapotranspiración; mantener una adecuada

humedad en el suelo durante toda la temporada de producción puede ser la estrategia más exitosa en el desarrollo de los cultivos. Existen estrategias de riego que manejan el déficit hídrico sin causar perjuicios al cultivo, estas son herramientas relativamente nuevas implementadas principalmente en el cultivo de la vid, las cuales manejan el crecimiento y mejoran la calidad de la fruta, además de hacer un uso eficiente del agua. Una de estas estrategias es el método de riego denominado secado parcial de raíces (PRD) desarrollado para vid en Australia y permite crear en la planta una situación particular (Dry y Loveys, 1998).

El secado parcial de raíces (PRD) es una nueva técnica de irrigación con un ahorro potencial del agua de riego en los viñedos, sin una reducción significativa en la producción de uva (Loveys et al., 2000; Dry et al., 2001; Santos et al., 2005). El uso de este método incrementa la eficiencia en el uso del agua, reduce el vigor vegetativo, conduce a una mejor apertura del dosel con una mejor exposición del fruto, aumenta la resistencia de la piel de la baya, incrementa los sólidos solubles totales y mejora la calidad del fruto y del vino, sin reducir los niveles de cosecha (Loveys et al., 2000; Stoll et al., 2000; Bravdo et al., 2004; Pudney y McCarthy, 2004).

Con estos antecedentes y considerando que la técnica de secado parcial de raíces (PRD), mejora la eficiencia del uso del agua en las viñas, en este estudio se evaluó el efecto que provoca la estrategia de riego PRD sobre la fisiología, anatomía, crecimiento vegetativo, productivo y la calidad en el cv. Tempranillo franco de pie o injertado sobre el portainjerto Criolla Negra en condiciones de campo o contenedor.

Aspectos botánicos y morfológicos de la vid

Cultivar Tempranillo

Es el Cultivar de uva para producción de vino tinto más importante de España y se planta actualmente en muchas otras regiones en todo el mundo, es descendiente de los cultivares Albillo Mayor y Benedicto (Ibáñez et al., 2012; Martínez de Toda et al., 2012; Mena et al., 2014). Entre las características más importantes se destacan: maduración temprana, mejor adaptación a zonas frescas, rendimientos medios a altos y un tamaño importante de baya y racimo, genera vinos con buen contenido alcohólico y una elevada concentración polifenólica que confiere tanicidad al vino, recomendable para la elaboración de vinos

tintos (Balda, 2014). Es originario del norte de España y es la variedad más cultivada en las denominaciones de Origen (DO) Rioja y Ribera del Duero y se considera un cultivar bastante sensible al déficit hídrico (Esteban et al., 1999; Girona et al., 2009).

Portainjertos

Una planta injertada constituye una asociación simbiótica entre el injerto y el patrón en la cual las funciones son repartidas entre dos genotipos diferentes (Pouget, 1987). A finales del siglo XIX, la presencia de la filoxera en Europa (especialmente en España), amenazó la supervivencia del cultivo de la vid, impidiendo la plantación, casi general de *Vitis vinífera* sobre sus propias raíces (Pérez, 1992). La única forma de solucionar el problema de una manera efectiva resultó ser la injertación sobre patrones resistentes a la acción del insecto. Así, este criterio dio como resultado que la utilización de un portainjerto para las vides cultivadas en las zonas templadas de Europa obedeciera principalmente a la presencia de la filoxera (Winkler et al., 1974). En el trópico las exigencias son diferentes ya que el insecto, aunque presente, sólo produce daños leves al follaje y no invade la raíz. Por tal razón, los patrones no se usan para tal fin sino que se utilizan principalmente para conferir otras características ventajosas tales como resistencia a nemátodos, adaptación a suelos con características físicas y químicas desventajosas, suelos compactados, infértiles, salinos, con problemas de sequía o exceso de agua (Winkler et al., 1974; Hidalgo, 2002).

Portainjerto Criolla Negra

La vid ‘Criolla Negra’ es un híbrido natural de *Vitis vinífera* L. x *Vitis caribaea* DC., considerado por Olmo (1968) un cultivar nativo. Se caracteriza por un crecimiento vigoroso, bien adaptado y sin problemas de compatibilidad con cultivares de *Vitis vinífera* L., con alta capacidad de enraizamiento (Bautista, 1985), y tolerante a nemátodos (Jiménez- Pérez et al., 2008; Petit, 1993). Su vigor le confiere a la copa un buen desarrollo y mayor tamaño de las bayas, tiene gran capacidad de adaptación a la reacción del suelo, con valores de pH que van de 4,3 a 8,5 y su sistema radical tiene capacidad de desarrollo en suelos arcillosos y de gran penetración, sobre todo en suelos de textura media (Colmenares y Tortolero, 1997; Pire, 1985; Pire et al., 1989), tolerante a la sequía atribuido a su extenso desarrollo de raíces, mayor eficiencia de uso del agua (Pire y Díez, 2006; Pire et al., 2007) y capacidad de ajuste osmótico (Pire et al., 2010), presentando gran adaptación en zonas semiáridas del estado Lara, Venezuela donde se le utiliza (Vargas,

1990). En este sentido, la totalidad de investigaciones realizadas en estas zonas, en la que se han evaluado diferentes cultivares de vid, se ha utilizado la ‘Criolla Negra’ como portainjerto (Piña y Bautista, 2004; Piña et al., 2004; Piña et al., 2012).

Relaciones hídricas de la planta

El agua es el recurso más importante para la vida en el planeta. Es un disolvente para muchas sustancias tales como sales orgánicas, azúcares y aniones orgánicos, constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. El agua en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta, es importante en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta. Es el componente mayoritario en la planta y constituye entre el 50 y el 90% de su peso fresco, según el tipo de planta y afecta directa o indirectamente a la mayoría de los procesos fisiológicos (Azcón y Talón, 2000).

La disponibilidad de agua en los tejidos vegetales tiene dos vertientes diferentes, ambas englobadas bajo la denominación de relaciones hídricas de las plantas. Por una parte, está la concentración del agua en los tejidos (masa o volumen de agua respecto a masa o volumen total del tejido); por otra parte está la energía asociada a esa agua o estado hídrico. El primer aspecto es fundamental para conocer el grado de hidratación de los tejidos, y se relaciona muy directamente con la eficiencia de las reacciones bioquímicas que tienen lugar en las células. El segundo aspecto, en cambio, tiene que ver con la fuerza con que un volumen de agua es retenido en un tejido, y se relaciona sobre todo con los procesos de transporte del agua en los vegetales (Medrano y Flexas, 2004).

La condición hídrica de los organismos es un factor muy importante en su fisiología debido a la importancia del agua en todos los procesos bioquímicos y fisiológicos del crecimiento y desarrollo. El nivel de humedad en el suelo donde está creciendo una planta es relevante, puesto que es precisamente el vapor de agua uno de los gases que se intercambian a fin de continuar con el metabolismo del vegetal.

El movimiento del agua entre los tejidos y los diversos espacios que constituyen una planta está gobernado por las diferencias de potencial hídrico. El agua viaja desde las zonas donde el potencial hídrico es mayor (menos negativo) hacia las zonas donde este es menor (más negativo). La transpiración o evaporación de agua de la hoja hacia la atmósfera, es la responsable de crear el gradiente de potencial hídrico entre la hoja y el suelo, y este gradiente se manifiesta como una tensión o presión negativa que absorbe el agua a través de los vasos capilares del xilema. Las venas líquidas se mantienen por cohesión entre moléculas de agua y adhesión entre el agua y la pared de los vasos, permitiendo que el flujo avance desde las raíces hasta las hojas (Salisbury y Ross, 2000). El balance interno del agua en la planta está controlado por las tasas relativas de absorción y transpiración, este conjunto de relaciones de carácter fisiológico viene a constituir lo que se conoce como las relaciones hídricas de las plantas (Pire et al., 1988).

Respuestas de la vid al déficit hídrico

Siendo el agua uno de los factores más importantes para el desarrollo de las plantas, su carencia constituye una de las principales fuentes de estrés. Muchas plantas han desarrollado respuestas que les permiten tolerar diferentes niveles de déficit de agua, que van desde un estrés hídrico leve, causado por la disminución del potencial hídrico al mediodía, hasta aquellas que les permiten sobrevivir en hábitat desérticos (Moreno 2009), siendo el grado de resistencia al estrés hídrico determinante del tipo de cultivo que puede crecer y desarrollarse en un determinado lugar, una planta está bajo estrés hídrico cuando el contenido hídrico de sus células o tejidos se encuentra por debajo del máximo de hidratación (Taiz y Zeiger, 2002).

Desde un punto de vista ecofisiológico, se entiende por estrés hídrico cualquier limitación al funcionamiento óptimo de las plantas impuestas por una insuficiente disponibilidad de agua, siendo el factor ambiental el que más limita la producción vegetal a escala mundial, este hecho es relevante en condiciones de clima árido y semiárido (Medrano y Flexas, 2004).

El estrés por déficit hídrico limita la producción vegetal especialmente en condiciones de clima árido y semiárido donde la disponibilidad de agua es escasa y su suministro a la planta se ve restringido (Schaffer y Andersen, 1994; Lichtenthaler, 2004). Uno de los

procesos fisiológicos más sensibles al déficit de agua es el crecimiento celular por una presión de turgencia, de manera que la sequía reduce el área foliar y acelera la senescencia de las hojas maduras cuando es severo (Davies y Zhang, 1991). Igualmente la fotosíntesis y la transpiración se afectan negativamente debido a la reducción del potencial hídrico, al cierre estomático y al bloqueo de la difusión de CO₂ hacia el mesófilo (Medrano y Flexas, 2004)

Se considera que una planta sufre estrés o déficit hídrico cuando el potencial del agua en sus tejidos decrece tanto como para afectar negativamente al funcionamiento de los procesos fisiológicos. Entre las causas que pueden conducir a un bajo potencial hídrico en la hoja y por tanto a un estrés hídrico se encuentran bajo potencial hídrico del suelo (bajo contenido de agua y/o elevado contenido en sales en la solución del suelo), alta demanda evaporativa y alta resistencia al flujo del agua, en el suelo o en la planta.

En las zonas áridas (en las cuales la falta de agua es común y donde es necesario complementar el agua de lluvia con riegos), los cultivos que mejor se desarrollan son aquellos que pueden convivir con algún grado de déficit. En estas condiciones, estos tipos de cultivos, entre los que se encuentra la vid, soportan grandes demandas atmosféricas de humedad, suelos secos, alta irradiancia y temperaturas sobre el límite óptimo de 30 °C (Lovisolo et al., 2002; Chaves et al., 2010).

La vid (*Vitis vinifera* L.) es una de las especies mejor adaptadas a condiciones de estrés hídrico; ya que exhibe manifestaciones fisiológicas evidentes solo cuando la intensidad del estrés hídrico es muy elevada, por efectos acumulativos de la tensión hídrica sobre el desarrollo del brote o de la baya, debido a la adaptación fisiológica conocida como ajuste osmótico, que ocurre a nivel celular (Cifré, 2005; Patakas et al., 2001).

A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado diferentes respuestas y adaptaciones que les permiten sobrevivir en condiciones de déficit hídrico. Estas estrategias de adaptación pueden ocurrir a nivel anatómico, fisiológico, celular y molecular (Pereyra y Quiriban, 2014).

Respuestas fisiológicas

El estrés hídrico es una condición desarrollada cuando, por pérdidas excesivas de agua o inadecuada absorción, se produce un balance hídrico negativo suficiente para reducir la turgencia, disminuir la elongación celular y alterar negativamente los procesos fisiológicos esenciales de las plantas. Además varían en función de la especie y su grado de tolerancia, pero también en función de la magnitud de la falta de agua y de la rapidez con que se experimente la carencia de la misma. A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado diferentes respuestas y adaptaciones que les permiten sobrevivir en condiciones de déficit hídrico. Estas estrategias de adaptación pueden ocurrir a nivel fisiológico, celular y molecular

Numerosos estudios se han realizado para evaluar el efecto que tiene el déficit hídrico en la vid, en relación a los procesos fisiológicos a medida que el déficit hídrico es mayor, menor es el potencial hídrico foliar y menor la conductancia estomática como consecuencia del cierre parcial de los estomas lo que conlleva a una disminución de la tasa de transpiración y la asimilación de CO₂ del aire (Dry y Loveys, 1999; Pire y Ojeda 1999a; Davies et al., 2002; Souza et al., 2003; Souza et al., 2005; Williams y Trout, 2005; Williams y Baeza, 2007; Grant et al., 2007; Poni et al., 2007; Collins et al., 2010). Los reguladores del crecimiento son esenciales en las respuestas de las plantas al estrés, siendo el ácido abscísico (ABA) la principal molécula involucrada en la respuesta del estrés por sequía y salinidad (Chávez et al., 2012). En condiciones de sequía, las concentraciones de ABA en la hojas se incrementan, controlando esta hormona el cierre de los estomas (Loveys, 1984; Zhang y Davies, 1987; Davies y Zhang, 1991; Dry et al., 2000; Stoll et al., 2000). La producción de ABA en las raíces y su transporte hacia las hojas constituye un mecanismo de respuesta ante el déficit hídrico del suelo (Schachtman et al., 2008), siendo su función principal la de proteger a las plantas frente al estrés hídrico.

Bavestrello et al. (2012) señalan que la vid presenta mecanismos para evitar el déficit hídrico, los cuales incluyen el incrementar al máximo la eficiencia en el uso del agua a través de la regulación estomática, incluso con leves cambios en el potencial hídrico foliar. Otro mecanismo es el ajuste osmótico mediante la acumulación activa de azúcares solubles, ácidos orgánicos y prolina (Castellarin et al., 2007; Deluc et al., 2009). Esto permite mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos (Morgan, 1984),

facilitando el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis, favoreciendo tanto la supervivencia como las adaptaciones radicales para explorar un mayor volumen de agua del suelo (Turner y Jones, 1989; Schultz, 2003).

Potencial hídrico

El potencial hídrico foliar es una medida directa del estado hídrico de la planta y se realiza directamente en campo mediante una cámara de presión (Scholander et al., 1965). La medición consiste en colocar un órgano (hoja, tallo, etc.) en una cámara, dejando fuera de ella una pequeña porción de dicho órgano. Desde un reservorio o tubo se inyecta gas inerte comprimido (nitrógeno) para aumentar la presión interna de la cámara y provocar el reflujo de savia por los vasos de conducción (xilema), hasta que aparezca la savia en forma de gota sobre el corte. Cuando esto ocurre, se corta el paso de nitrógeno y se alcanza el "punto final". En este momento la presión en la cámara es similar a la tensión de la savia en los vasos del órgano, y su manómetro proporciona el valor del potencial hídrico, que se mide en bares o mega pascales (MPa), siendo 1 bar = 0,1 MPa, considerándose siempre como valores negativos. Cuanto mayor sea el estrés hídrico de la planta, mayor será la presión que se debe imprimir a la cámara para vencer la tensión y lograr el reflujo de savia. Existen diferentes medidas del potencial hídrico foliar: Potencial de hoja antes del amanecer, al mediodía, y potencial del tallo.

Baeza et al. (2007) estudiaron las relaciones entre los potenciales hídricos a distintas horas (antes del amanecer, a media mañana y al mediodía) con otros parámetros como la fotosíntesis neta, el crecimiento de pámpanos, el peso de baya y la composición del mosto. Concluyeron, que la fotosíntesis neta estaba relacionada linealmente con las medidas de potencial hídrico foliar y que el tamaño de baya estaba mejor correlacionado con el potencial de antes del amanecer que con el de media mañana y el de mediodía, mientras que Intrigliolo y Castel (2010) evaluaron la respuesta de un viñedo de la variedad "Tempranillo" a distintos tratamientos de riego, para controlar el estado hídrico realizaron medidas del potencial xilemático a media mañana y al mediodía demostrando que la determinación del tratamiento de riego era más claro utilizando el potencial xilemático a media mañana que al mediodía. Sin embargo, Girona et al. (2006), al estudiar el uso de potencial hídrico foliar de mediodía para llevar a cabo el manejo de un riego deficitario en viñedos, concluyeron que el potencial foliar medido al mediodía podría ser utilizado para

manejar el riego de un viñedo ya que este método aumenta la precisión del riego con resultados repetitivos y que podría llegar a mejorar la homogeneidad del mosto, factor clave en la producción de vinos. En este sentido, el potencial hídrico foliar ha sido propuesto como un parámetro indicativo en programas de riego deficitario en vid.

La relación suelo-planta-atmósfera relativa a la disposición de agua que hay en el suelo para la planta, hará que los potenciales hídricos de las distintas partes de la planta varíen. Cuando la disponibilidad de agua en el suelo es baja (por ejemplo en una situación de estrés), la planta tiene que hacer más fuerza para absorberla aumentando la presión osmótica y disminuyendo el potencial hídrico foliar. Es por esto por lo que la determinación de este potencial es un indicador del estado hídrico de la hoja

Conductancia estomática

La apertura y el cierre de los estomas son controlados por diversos factores ambientales y fisiológicos, uno de ellos es el contenido hídrico del suelo y de la planta. Si las pérdidas de agua por transpiración no pueden ser compensadas por la absorción, las células oclusivas pierden la turgencia y el estoma se cierra. Cuando la cantidad de agua de la que puede disponer la planta llega a un nivel crítico (que varía según las especies), los estomas se cierran, limitando, la evaporación del agua restante. Esto se produce antes de que la hoja pierda su turgencia y se marchite.

El porómetro mide la conductancia estomática de las hojas usando la técnica del Estado Estacionario. Esta técnica mide la presión de vapor y el flujo de vapor sobre la superficie de la hoja. La pinza del porómetro, que incorpora una cámara con un recorrido de difusión conocido, se fija a la superficie de las hojas, y a continuación se empieza a medir la presión de vapor entre dos puntos de esta trayectoria, para calcular el flujo y el gradiente con las medidas de presión de vapor y conductancia de difusión conocida.

Cifre et al. (2005) y Zia et al. (2009) señalan, que la conductividad estomática es el indicador más preciso del estado hídrico de la planta; los trabajos de Flexas, et al. (2002) y Flexas y Medrano (2002) han demostrado que la fotosíntesis neta de la vid se relaciona más directamente con la conductancia estomática que con otros parámetros de medición del potencial hídrico. La conductancia estomática y/o apertura estomática puede ser una técnica particularmente útil para determinar la sincronización del riego, donde se requiere

de una regulación exacta del suministro de agua, para la producción de fruta de alta calidad, incluyendo uvas de vino (Grant et al., 2007).

Según Cifre et al. (2005), el riego debe aplicarse cuando la conductancia estomática es menor al umbral en el rango de 0.05 a 0.15 g. H₂O m⁻² s⁻¹; en estas condiciones se logra cuatro objetivos específicos: a) Máxima eficiencia en el uso del agua, b) rápida respuesta en la tasa fotosintética después del riego, c) pequeña pérdida relativa en el rendimiento y d) aumento de la calidad de la baya, como precursora de un vino de alta calidad.

De acuerdo al tipo de respuesta estomática, muchas especies han sido clasificadas como isohídricas o anisohídricas. Las plantas isohídricas son aquellas que cierran sus estomas cuando detectan una caída en el potencial hídrico del suelo, o un aumento en la demanda atmosférica. Al contrario, las plantas anisohídricas no cierran sus estomas y continúan transpirando aun cuando el contenido hídrico del suelo disminuya. Como consecuencia, su potencial hídrico foliar (Ψ_L) cae, y la planta sufre estrés hídrico (Hugalde y Vila, 2014). La vid es considerada una especie que evita el estrés hídrico con un eficiente control estomático. Sin embargo algunas variedades han mostrado un control más estricto que otras de ahí que algunos autores las clasifiquen según su comportamiento estomático como isohídricas o anisohídricas (Schultz, 2003; Williams y Baeza, 2007; Poni et al., 2007; Santesteban et al., 2009; Collins et al., 2010; Lovisolo et al., 2010; Chaves et al., 2010).

Ácido abscísico (ABA)

El ABA es una hormona vegetal que inhibe el crecimiento y la apertura estomática, particularmente cuando la planta está en condiciones ambientales estresantes (Taiz y Zeiger, 2006). A nivel fisiológico y celular, Salisbury y Ross (1994) plantean que el crecimiento celular, depende de la absorción del agua por las células, el cual es uno de los primeros que se ven afectados por el estrés hídrico, lo que reduce el rendimiento vegetal, en aquellos procesos como la fotosíntesis, la síntesis de proteínas y paredes celulares. Además el estrés hídrico ocasiona el cierre de los estomas y restringe la captación de CO₂, al punto de causar efectos sobre las enzimas, donde el ABA empieza a aumentar de manera notable (por lo menos 50 veces) en los tejidos de las hojas y en menor grado en otros tejidos.

Durante el crecimiento vegetativo, el ABA es la principal hormona que confiere tolerancia al estrés abiótico, fundamentalmente a la salinidad y la sequía. En condiciones de sequía, las concentraciones de ABA en la hojas se incrementan y la producción en las raíces y su transporte hacia las hojas constituye un mecanismo de respuesta ante el déficit hídrico del suelo. Es muy conocido el papel del ABA en el cierre estomático para prevenir la desecación (Schachtman y Goodger, 2008). A medida que el estrés hídrico aumenta, las raíces que están en contacto directo con el suelo seco sintetizan ABA y lo envían a la parte aérea vía xilema. Como este transporte se puede producir antes de que el potencial hídrico bajo del suelo produzca cualquier cambio cuantificable en el estado hídrico de las hojas, se cree que el ABA es una señal radical que ayuda a reducir la velocidad de transpiración, cerrando los estomas en las hojas (Davies y Zhang, 1991). Durante el estrés hídrico, el nivel de ABA de una hoja puede aumentar hasta 50 veces. Además del cierre estomático, el ABA aumenta la conductividad hidráulica de la raíz e incrementa así la relación raíz/tallo a bajos potenciales hídricos (Taiz y Zeiger, 2006).

Algunos estudios llevados a cabo para aumentar la eficiencia en el uso del agua han demostrado que el control racional del riego en la vid promueve la biosíntesis de ABA. El aumento en el contenido de ABA reduce el vigor vegetativo y aumenta la concentración de antocianina en las bayas. Estos fenómenos se producen sin una reducción significativa en el tamaño de las bayas. Estos resultados sugieren que el nivel de ABA en el tejido de la hoja podría ser utilizado como un índice de calidad para el vino obtenido (Vilaró et al., 2006).

Prolina

La primera respuesta de todos los organismos vivos al déficit hídrico es el ajuste osmótico. Para contrarrestar el estrés hídrico, muchas plantas aumentan el potencial osmótico de las células mediante la síntesis y acumulación de solutos compatibles tales como prolina (Pereyra y Quiriban 2014). La progresiva acumulación de la prolina por efecto de la deshidratación ha sido ampliamente destacada, observándose que va acompañada de la disminución paulatina del potencial hídrico del tejido, se sintetiza en las plantas como una reacción contra casi todos los tipos de agresiones del entorno (ej., sequía, calor, escasez de nutrientes). Algunas plantas al estar sometidas a condiciones de déficit hídrico pueden incrementar la concentración de compuestos químicos como una estrategia para resistir la

condición de estrés. La prolina es un aminoácido que generalmente es acumulado por los vegetales para actuar como un compuesto de ajuste osmótico, de reserva de carbono, o como desintoxicante del amonio durante el déficit hídrico (Samaras et al., 1995).

Wagner et al. (2003) evaluando el contenido de prolina en naranja valencia en función del contenido de humedad en un Fluventic Haplustolls, encontraron que los niveles de prolina varían, siendo mayores en la medida que los intervalos de riego aumentaron, mientras que Schaller (2005), investigando el metabolismo de la prolina en las bayas del cv. Riesling bajo diferentes sistemas de labranza del suelo con diferentes etapas de agresión, el estudio reveló una influencia en el metabolismo completo del nitrógeno donde la sequía inducida redujo la cantidad total de aminoácidos solubles, así como la cantidad de oligopéptidos, al mismo tiempo que aumento la concentración de prolina, acumulándose durante el proceso de maduración de las bayas, este autor señala que la prolina es un protector eficaz para las proteínas y membranas contra los daños osmóticos.

Así mismo, Ojeda y Pire (2011) evaluando el efecto de la salinidad en dos portainjertos de vid encontraron que el contenido de prolina en las raíces tendió a incrementarse ligeramente en la medida que aumentó la CE del agua de riego, señalando que las raíces pueden realizar ajuste osmótico mediante la acumulación de azúcares y aminoácidos, entre los que se destaca la prolina, lo cual disminuye el potencial osmótico de la raíz y de esta manera favorece la absorción del agua que es limitada por la salinidad.

Eficiencia en el uso del agua

La eficiencia de uso del agua es un indicador de la relación entre el CO₂ asimilado y el agua perdida por la planta, y ambos términos varían en conjunto, indicando que la asimilación de carbono y acumulación de masa seca está directamente asociada con el consumo del líquido (Kramer y Boyer, 1995). La eficiencia en el uso del agua se ha convertido en un componente importante y crucial en la producción agrícola y en la obtención de cosechas de alta calidad en zonas áridas y semiáridas. Además su importancia es debida a la escasez de los recursos hídricos donde en algunas áreas se está convirtiendo cada vez en un problema serio (Kang y Zhang, 2004). Este fenómeno podría considerarse como el fundamento básico de las estrategias de riego que promueven la aplicación deficitaria del agua para lograr una mayor tasa de retorno económico en zonas donde el

líquido es escaso o de alto costo (Pire et al., 2007), esta mejora de los recursos hídricos para los viñedos se puede lograr utilizando tanto prácticas agronómicas como selección de cultivares (Medrano et al., 2014).

Respuestas anatómicas

En respuesta al estrés las plantas pueden sufrir modificaciones anatómicas como un mecanismo de adaptación a un determinado ambiente (Pio et al., 2001). Factores como la temperatura, irradiación y déficit hídrico pueden correlacionarse con determinadas características anatómicas y maximizar la eficiencia del uso del agua por la planta (Lindorf et al., 2006). Así mismo, Steudle (2000) señaló que en condiciones de déficit hídrico se puede afectar la anatomía de las raíces, debido a que este órgano se encuentra en contacto con el medio estresante y tiene como función principal asegurar la entrada de agua a la planta. Entre los cambios más comunes se encuentra el incremento del espesor de la rizodermis y de las células de la exodermis.

Respuestas en el crecimiento de las vides ante el estrés hídrico

Vegetativas

El déficit hídrico provoca reducciones en el crecimiento de la vid, tanto en los órganos vegetativos (raíz y tronco) como en los reproductivos (bayas y racimos), lo que se traduce en una disminución de la producción. El desarrollo vegetativo viene determinado en gran medida por la disponibilidad de agua, aumentando éste y la madera de poda conforme se aumenta el agua de riego (de la Hera et al., 2007), siendo particularmente sensibles algunas etapas del crecimiento tales como brotación, crecimiento del brote y de la baya (Pire y Tortolero, 1993; Pire y Ojeda, 1999b; Dry y Loveys, 1999; Girona et al., 2009). El crecimiento de la vid está marcadamente influenciado por el riego y la elongación de los brotes es muy sensitivo al estrés hídrico (Kliewer et al., 1983; Tandonnet et al., 1999), siendo el crecimiento vegetativo el primer proceso afectado por déficit hídrico (Hardie y Martin, 2000).

Poni et al. (1999) han señalado que un déficit de agua produce disminuciones significativas del área foliar, del crecimiento del brote y, en casos extremos, ocasiona una fuerte defoliación. Esta reducción del crecimiento está asociada con el cierre estomático inducido por el estrés, para evitar la pérdida de agua desde la planta por transpiración, lo que

implica además una reducción de la fotosíntesis por la menor asimilación de anhídrido carbónico (CO₂)

En la mayoría de los casos el vigor de una planta es expresado por el peso de la madera de poda (Hedberg y Raissou, 1982; Smart et al., 1974), y es usado como una medida del crecimiento del ciclo anterior (Reynolds y Wardle, 1993) mostrando incrementos significativos al comparar plantas regadas con aquellas no regadas o sometidas a diferentes niveles de déficit hídrico (Intrigliolo y Castel, 2008; Araujo et al., 1999; dos Santos et al., 2007).

La acumulación de biomasa seca va a depender de la fase de crecimiento y del cultivar. Al respecto, uno de las variables más estudiadas ha sido el crecimiento del brote tanto en cultivares de uva para vino (Piña y Bautista, 2002) como para mesa (Piña y Bautista, 2006). Gómez del Campo et al. (2005), al evaluar el efecto del estrés hídrico sobre el contenido y acumulación de biomasa seca en cuatro cultivares de vid para vinos encontraron que el brote fue el órgano más afectado por el estrés hídrico, donde la mayor acumulación de biomasa seca fue en el periodo de cuajado a envero en plantas estresadas y de envero a cosecha en plantas no estresadas.

El estrés hídrico afecta al crecimiento vegetativo dependiendo del cultivar, Kaiser et al. (2004) evaluando la respuesta de cultivares argentinos de *Vitis vinifera* (Cereza, Criolla Grande, Pedro Giménez y Torrontes Riojano) y Europeos (Malbec Cabernet Sauvignon, Syrah y Chardonnay) a diferentes regímenes de humedad observaron que el déficit hídrico disminuyó la longitud del brote, número de nudos y área foliar de todos los cultivares, sin embargo, cuando los cultivares fueron agrupados de acuerdo a su origen los cultivares Argentinos mostraron mayor área foliar que los Europeos en ambos tratamientos y a su vez existieron diferencias dentro de cada grupo, así, Chardonnay y Cabernet Sauvignon mostraron los valores más bajos de área foliar en el grupo Europeo y Torrontes Riojano el más alto en el grupo Argentino, sin llegar a la concluir que los cultivares Argentinos sean más tolerantes a déficit hídrico que los cultivares Europeos.

Una forma de determinar la tolerancia a la sequía de los cultivos es evaluar sus respuestas de crecimiento vegetativo ante condiciones de déficit hídrico (Pire et al., 2007). Cuando el déficit hídrico se desarrolla lentamente, las plantas pueden presentar respuestas de

aclimatación que tienen efectos sobre el crecimiento, como la disminución de la expansión foliar y el aumento del crecimiento radicular (Moreno, 2009).

Un aumento en el peso seco de la raíz puede indicar una mayor densidad radical o una mayor profundidad de las raíces, las cuales son importantes adaptaciones morfológicas que pueden proveer a la planta un mayor grado de extracción de agua del suelo y mantener altos sus potenciales hídricos. La relación entre los pesos secos de la raíz y la parte aérea se ha incrementado en la vid como consecuencia del estrés hídrico (Kaiser et al., 2004).

Reproductivas

El déficit de humedad puede influir sobre el desarrollo reproductivo al afectar tanto el rendimiento como la calidad del fruto. El descenso del rendimiento ha sido atribuido a la disminución del tamaño de la uva. Rodríguez et al. (2011) evaluando el comportamiento fisiológico y agronómico de la aplicación de diferentes dosis de riego, en la variedad Cabernet Sauvignon reportaron que la falta de riego produjo un menor rendimiento debido principalmente a un menor peso de la baya, 6,8 g, frente al riego continuo que tuvo 8,4 g. Sin embargo, la composición del mosto no se vio afectada, manteniéndose similar en ambos tratamientos. Mientras que Ojeda et al. (2002) estudiando el efecto de diversos grados de déficit hídrico en el cultivar Shiraz reportaron que todos los tratamientos de riego deficitarios reducen el peso de la pulpa y no afectan el peso de la cutícula, por lo que la relación cutícula/pulpa aumenta, señalando que un estrés hídrico moderado después de envero no provoca reducciones significativas en el tamaño de las bayas al momento de la cosecha, pero si permite obtener aumentos en las concentraciones de antocianinas y logran un control en el desarrollo de feminelas. Resultados similares fueron reportados por Ferreyra et al. (2002), al evaluar el efecto de la restricción del riego en distintos periodos de desarrollo del cultivar Cabernet Sauvignon, reportando que en los tratamientos con estrés, se redujo significativamente el peso y tamaño de bayas por lo que se redujo también el rendimiento, principalmente cuando no se aplicó agua entre brotación y envero, además se vio afectada la inducción floral en el siguiente ciclo de cultivo por el estrés hídrico. La intensidad de color, la concentración de fenoles y antocianinas fueron mayores en los tratamientos con restricción del riego.

Girona et al. (2009) realizaron un estudio de cómo afecta el estrés hídrico al crecimiento de la baya y la composición de la uva. Para ello, el seguimiento del estado hídrico de las cepas

fue llevado a cabo mediante medidas del potencial hídrico foliar y de potencial hídrico xilemático. Encontraron relaciones entre peso de baya y las medidas de potencial hídrico foliar, a mayor estrés, menor tamaño de baya. De igual forma Acevedo-Opazo et al. (2010) evaluando el efecto de tres potenciales hídricos del tallo a mediodía sobre el uso del agua, el crecimiento vegetativo, la calidad de la uva y el rendimiento de la vid cv. Cabernet Sauvignon encontraron diferencias significativas en los componentes de la calidad de la uva entre los tratamientos y las estaciones estudiadas. En promedio, T3 (potencial de las plantas de -1.25 a -1.4 MPa) produjo menor diámetro de bayas reducción del 6% e incrementos significativos en sólidos solubles y antocianinas en comparación con T1 (potencial de las plantas de -0.8 a -0.95 MPa).

Condiciones de déficit hídrico excesivo durante el crecimiento del fruto provoca en la etapa I un menor número de células en las semillas y en los tejidos de la pulpa y la cutícula; el crecimiento del fruto se traduce en grandes pérdidas de rendimientos (Gurovich y Páez, 2004; Ojeda et al., 2002; Santesteban et al., 2011). En la etapa II, correspondiente al inicio del envero, el fruto es resistente a la falta de agua, pero el crecimiento vegetativo se reduce significativamente, disminuyendo la capacidad fotosintética y aumentando el riesgo de golpe de sol, lo que afecta negativamente la calidad de la uva (Wample y Smthyman, 2002), debido al efecto ocasionado por la disminución del área foliar de la planta (Piña et al., 2005).

En condiciones semiáridas, la disponibilidad de agua juega el papel principal en la regulación del crecimiento del fruto y la acumulación de azúcar y, por lo tanto, la mayor atención se debe prestar en estas áreas a la gestión del riego, buscando el grado de estrés que permita la optimización de la combinación de rendimiento y calidad de bayas en cada situación (Santesteban y Royo 2006).

Bergqvist et al. (2001) señalan que los frutos expuestos a la luz solar son generalmente más altos en sólidos solubles, antocianinas y fenoles y más bajos en acidez titulable, malato y pH del jugo, comparado con los frutos no expuestos o en coberturas sombreadas; sin embargo, la exposición de los racimos a la luz directa debe evitarse para lograr un máximo color de baya esto debido a que el incremento de la temperatura en los frutos expuestos a la luz bajo condiciones de campo puede conducir a un reducido color de la

baya particularmente en regiones cálidas, por lo que un déficit hídrico controlado en la vid puede orientarse al control del desarrollo vegetativo (Intrigliolo y Castel, 2010), afectando en menor proporción al desarrollo reproductivo (Dry y Loveys, 1998), logrando así una mejor iluminación y mejores condiciones de humedad micro-ambiental en torno a los racimos, que permiten mejorar la calidad de la uva para la obtención de vinos de calidad (Muñoz, 2002; Gurovich y Páez, 2004).

Descripción de la técnica de riego secado parcial de raíz

El secado parcial de raíces o partial rootzone drying (PRD) es una estrategia de riego desarrollada para vid en Australia (Dry y Lovelys, 1998; Dry et al., 2000; 2001; Lovelys et al., 2000 y Stoll et al., 2000). La técnica fue desarrollada en base al conocimiento de los mecanismos que controlan la transpiración, parte del sistema radical de la planta se seca lentamente y la otra parte de las raíces se riega bien, alternándose los lados húmedos y secos del sistema radical cada 7 a 15 días dependiendo del tipo de suelo (Figura 1).



Figura 1. Diagrama del secado parcial de raíces.

Se producen cambios químicos en las raíces que se están secando y se reduce tanto la apertura estomática como el crecimiento de los brotes (Dry y Loveys, 1999). Al mismo tiempo, parte de las raíces completamente hidratadas mantienen una condición favorable en todas las partes aéreas de la planta. En otras palabras, es posible separar las respuestas

bioquímicas al estrés hídrico, de los efectos físicos de la reducida disponibilidad del agua (Dry, 2005).

La idea del uso del PRD como herramienta para manipular la respuesta de la planta al déficit hídrico tiene su origen en la observación que el ácido abscísico era importante en la determinación de la conductancia estomática de la vid y la partición del sistema radical se podría utilizar para demostrar que muchos de los efectos de la tensión del agua se podrían explicar en los términos del transporte de señales químicas de la raíz sin obtener cambios en las relaciones del agua (Stoll et al., 2000).

Con el PRD, el nivel de ABA incrementa en la planta, especialmente en las raíces, lo que provoca que sean enviadas señales hacia las hojas y los estomas se cierran como una respuesta al estrés hídrico, mientras ocurre una reducción de los brotes y de la evaporación de la superficie de las hojas. Sin embargo, debido a que mantiene una parte del sistema radical húmedo, la planta continúa su crecimiento y fructificación sin que este se afecte significativamente. Alternando las zonas secas y húmedas las raíces envían señales constantes de ABA a los brotes, manteniendo las condiciones de crecimiento y transpiración reducidas pero sin afectar la floración y desarrollo del fruto (Dry, 2005). El PRD es una técnica de riego que puede mejorar la eficacia del uso del agua en la producción vegetal (Kang y Zhang, 2004). La técnica del PRD se ha propuesto como una estrategia que permite mantener buenas producciones, reduciendo el vigor excesivo de las cepas, no afectando el tamaño del grano y mejorando, generalmente, la calidad de los vinos resultantes (Girona, 2005)

El PRD ha sido evaluado en diferentes frutales tales como cítricos (Hutton y Loveys, 2011; Romero-Conde et al., 2014), ‘Pacific Rose TM’ (Zegbe y Behboudian, 2008), mango (Spreer et al., 2007), papaya (de Lima et al., 2015), Pera (O’Connell y Goodwin, 2004) y en diversos cultivares de vid tanto para vino como de mesa, ‘Tempranillo’ (Intrigliolo y Castel, 2010), ‘Moscatel’ (dos Santos et al., 2007), ‘Monastrel’ (De la Hera, et al., 2007), ‘Sangiovese’ (Poni et al., 2007), ‘Moscatel’ y ‘Castelao’ (de Souza et al., 2005), ‘Sultana’ (Stoll et al., 2000), ‘Cannonau’ syn. Grenache (Fernandes de Oliveira et al., 2013), ‘Merlot’ (Bravdo et al., 2004), ‘Shiraz’ (Chalmers et al., 2004), ‘Chardonnay’ (Pudney y McCarthy, 2004), ‘Malvasia’ (Wei et al., 2007), ‘Rizamat’ (Du et al., 2008). Además en

cultivos olerícolas como caraota (Wakrim et al., 2005), maíz (Fusheng et al., 2010), papa (Saeed et al., 2015) y tomate (Sobeih et al., 2004; Zegbe-Domínguez et al., 2003).

CAPÍTULO II

OBJETIVOS

General

Evaluar el efecto del Secado Parcial de Raíces en la vid ‘Tempranillo’ cultivada franca de pie o injertada sobre el portainjerto Criolla Negra en campo o contenedor. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Determinar el efecto del secado parcial de raíces sobre la fisiología de las plantas en relación a potencial hídrico foliar, conductancia estomática, prolina y ABA, tanto en contenedor como en campo, y evaluar la eficiencia en el uso del agua de las plantas en condiciones de campo.
2. Evaluar el efecto del secado parcial de raíces sobre el crecimiento vegetativo de las plantas tanto en contenedor como en campo, así como establecer la respuesta de componentes anatómicos de la raíz en condiciones de contenedor.
3. Determinar el efecto del secado parcial de raíces sobre los componentes del rendimiento del cv. Tempranillo en base a peso promedio de racimo y de baya en condiciones de campo.
4. Valorar el efecto del secado parcial de raíces sobre los parámetros de calidad del fruto cv. Tempranillo en función a sólidos solubles totales, acidez titulable, polifenoles y antocianos en condiciones de campo.
5. Determinar el efecto de la aplicación del riego por goteo mediante diferentes formas utilizando similares volúmenes de agua en condiciones de campo.

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

En el estudio fueron realizados dos ensayos, uno se llevó a cabo utilizando plantas jóvenes de vid propagadas en recipientes plásticos utilizando el sistema de raíces divididas o “split roots” (Antolín et al., 2006) y el otro a nivel de campo, utilizando plantas de vid (*Vitis vinifera* L.) cv. Tempranillo injertadas sobre el portainjerto nativo ‘Criolla Negra’ (*V. vinifera* x *V. caribea*), ambos en el área experimental del Instituto de la Uva, de la Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado” ubicado en la localidad de El Tocuyo (9° 48’ de latitud norte y 610 msnm) en el estado Lara, Venezuela. Las condiciones climáticas de la zona se caracterizan por una alta insolación durante todo el año con un promedio de 6,5 horas diarias de radiación directa, temperatura promedio anuales máximas y mínimas de 31,5 °C y 20,5 °C respectivamente, humedad relativa máxima y mínima de 75,6% y 43,4% respectivamente y la precipitación promedio de 600 mm/ año. El suelo es de textura franco-arcillosa con buen drenaje. Es de baja fertilidad, pH de 7,6 y moderada salinidad.

Ensayo de contenedor

En el primer ensayo se utilizaron plantas del portainjerto ‘Criolla Negra’ y del cultivar de uva tinta para vino “Tempranillo” muy utilizado en la zona, que tiene un ciclo de duración media desde poda a cosecha de 105 días (Vargas et al., 1994). El cultivar Tempranillo se evaluó tanto franco de pie como injertado sobre ‘Criolla Negra’ para constituir los siguientes tres tipos de material vegetal: Tempranillo (T), Criolla Negra (CN) y Tempranillo sobre Criolla Negra (T/CN). La injertación se realizó mediante el procedimiento de cuña lateral con doble lengüeta siguiendo la técnica descrita por Bautista (1985).

Para la propagación de las plantas se utilizaron estacas de 35 a 40 cm de longitud con 4 y 5 nudos y de 1,5 a 2 cm de diámetro colocadas en un sustrato dentro de bolsas de polietileno negro y al cabo de dos meses las plantas estuvieron listas para su trasplante definitivo en recipientes de plástico de 2,5 litros de capacidad. Cada planta conformada por un brote fue cultivada en dos recipientes utilizando el sistema de raíces divididas (Figura 2) y colocadas en mesones de 1 m de altura ubicados bajo una estructura abierta con techo transparente

para evitar el efecto de la lluvia. Como sustrato se utilizó una mezcla de arena, aserrín de coco y suelo franco en proporción 1:1:1.



Figura 2. Planta conformada por un brote utilizando el sistema de raíces divididas (split-root) en dos contenedores

El riego se aplicó mediante microtubos plásticos de 3 mm de diámetro (dos por planta) controlados por válvulas de paso para cada tratamiento (Figura 3).



Figura 3. Sistema de riego (PRD) en plantas de Criolla Negra, Tempranillo franco de pie y Tempranillo injertada sobre Criolla Negra

Las plantas fueron sometidas a cinco tratamientos de riego implementados mediante la estrategia conocida como secado parcial de raíces (PRD) en la cual la aplicación del agua se alternaba cuando la humedad del sustrato en el recipiente sin riego alcanzaba potenciales mátricos de -0,02; -0,08; -0,14; -0,23 y -0,38 MPa, respectivamente. Los potenciales de -0,02 y -0,08 MPa (20 y 80 centibares) fueron registrados con la ayuda de tensiómetros, mientras que los potenciales menores se obtuvieron mediante las lecturas tomadas con un equipo TDR (time domain reflectometry) utilizando previamente la siguiente metodología para determinar los potenciales de humedad en el sustrato:

Se llenaron con el sustrato tres contenedores de 2 L de capacidad y en cada uno se colocó una planta de vid enraizada. Luego de un período de establecimiento de las plantas, se suspendió el riego e inició un período de mediciones diarias que incluían lecturas con el TDR y pesada de los contenedores. Al acumular 20 pares de valores de cada contenedor (previa sustracción del peso de la planta y el pote) se realizó un análisis de regresión que arrojó una ecuación promedio descrita por el siguiente modelo: $Y = 0,0326X^2 + 1,0912X + 7,1088$, con un elevado coeficiente de determinación ($R^2 = 0,9919$) (Figura 4).

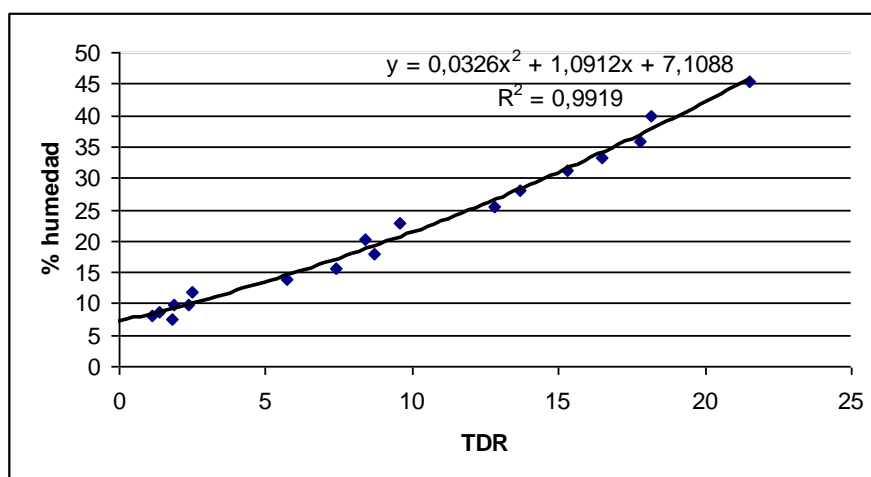


Figura 4. Relación entre las lecturas del TDR y la humedad del sustrato utilizado en el ensayo de riego con plantas de vid en contenedores

Posteriormente, se seleccionaron valores de humedad en el rango de sustrato “parcialmente seco” (potenciales menores de -0,1 pero mayores a -0,4 MPa) obtenidos de la curva de retención de humedad (Figura 5). Esto permitió predeterminar lecturas de 4, 3 y 2 en el

instrumento para alcanzar los potenciales de -0,14; -0,23 y -0,38 MPa anteriormente mencionados.

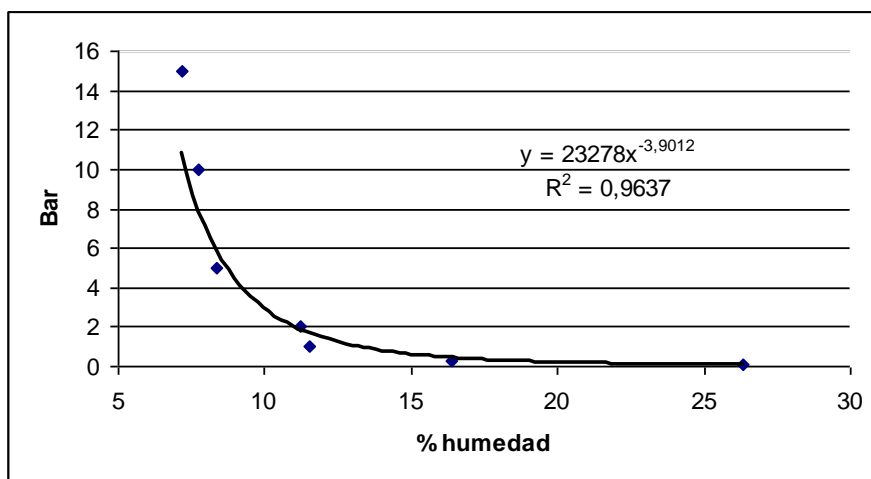


Figura 5. Curva de retención de humedad del sustrato utilizado en el ensayo de riego con plantas de vid en contenedores.

La fertilización de las plantas se realizó semanalmente de forma manual utilizando una solución del producto comercial Biomex (formulación 20-20-20 de N-P-K más los micronutrientes esenciales) en dosis de $2,5 \text{ g L}^{-1}$. Una vez al mes se aplicó riego en exceso en cada recipiente con la finalidad de evitar acumulación de sales en el sustrato. Los tratamientos se comenzaron a aplicar cuando los brotes alcanzaron de 20 a 30 cm de longitud. Los cinco tratamientos de riego fueron dispuestos en arreglo factorial con los tres tipos de material vegetal descrito anteriormente, para constituir 15 tratamientos. Éstos fueron evaluados en un diseño completamente al azar con seis repeticiones para un total de 90 plantas colocadas cada una en dos contenedores (Figuras 2 y 3) durante dos ciclos de crecimiento. Dada la relativa cercanía entre las plantas del ensayo, se permitió la libre circulación del aire para asegurar la remoción del exceso de humedad y el aporte de CO_2 .

VARIABLES EVALUADAS

a. Variables fisiológicas

Potencial hídrico foliar y conductancia estomática

A partir del segundo mes, luego de iniciada la aplicación de los tratamientos de riego, se realizaron determinaciones del potencial hídrico foliar y conductancia estomática. Estas determinaciones fueron realizadas en hojas sanas del tercio medio del brote,

completamente expandidas y expuestas al ambiente en número de tres por tratamiento, a intervalos mensuales. Para determinar el potencial hídrico foliar se utilizó una cámara de presión (Scholander et al., 1965). Las mediciones se realizaron entre las 13:00 y 15:00 hora solar (potencial diurno) momento en que se han alcanzado los valores mínimos de potencial hídrico (Pire et al., 1988). La conductancia estomática se determinó mediante un porómetro marca Decagon SC-1. Las mediciones se realizaron entre las 09:00 y 11:00 horas.

Ácido abscísico (ABA)

Se tomaron muestras de hojas al segundo mes después de iniciado el ensayo y de raíces finas al final del ensayo, las cuales fueron inmediatamente congeladas en nitrógeno líquido, liofilizadas y guardadas hasta el momento de su extracción. Para la determinación del ácido abscísico (ABA) se siguió el protocolo descrito en Durgbanshi et al. (2005). Se pesaron 100 mg de tejido fresco foliar y radicular de cada muestra a los que se añadieron 100 ng de [$^2\text{H}_6$]-ABA. El tejido se extrajo en 5 ml de agua destilada con la ayuda de un homogenizador (Ultra-Turrax, Staufen, Alemania). Los homogenados resultantes se centrifugaron a 4000 rpm durante 45 min. Posteriormente, en los sobrenadantes recuperados se ajustó el pH a 3,0 utilizando una solución de ácido acético glacial al 15% (v/v). La solución resultante se extrajo con 3 ml de éter etílico (grado ACS, Scharlau, Barcelona) que se recuperaron y evaporaron en un concentrador centrífugo a vacío (RC 10.22, Cedex, Francia). El residuo seco se resuspendió en 1 mL de una solución de agua y metanol en proporción 9:1 con la ayuda de un baño de ultrasonidos. Los extractos resultantes se filtraron a través de filtros de celulosa regenerada de 0,22 μm de tamaño de poro y se inyectaron en un equipo de HPLC (Waters Alliance 2860, Milford, EEUU) acoplado en línea con un espectrómetro de masas en tándem con interfaz de electrospray (Quattro LC, Micromass, Manchester). Para la detección de la hormona vegetal se optimizaron las condiciones de ionización y fragmentación mediante la infusión directa de soluciones patrón (concentración de 1-3 ppm). La separación de la fitohormona se llevó a cabo mediante cromatografía líquida en fase reversa con una columna de C18 (Kromasil 100 C18 5 μm 100 \times 2,0 mm, Scharlau) utilizando como solventes H_2O y metanol, ambos de grado HPLC y suplementados con ácido acético a una concentración de 0,1%. La detección de la fitohormona se realizó en modo electrospray negativo (ES $^-$). La

cuantificación se realizó mediante la interpolación de los valores de respuesta hallados en muestras en una curva de calibrado inyectada previamente.

Prolina

El contenido de prolina se determinó al final del ensayo para lo cual se pesó 0,1 g de tejido seco de hojas (adultas jóvenes completamente expandidas) pulverizadas en un mortero frío y se le agregó 10 mL de ácido sulfosalicílico al 3 % (p/v) para homogeneizar la muestra antes de ser filtrada. Posteriormente, se mezcló en un tubo de ensayo 2 ml del filtrado, 2 ml de ácido acético glacial y 2 ml de ácido ninhidrina, luego fue agitado e incubado a 100 °C por una hora, donde se formó un complejo coloreado. Para parar la reacción, los tubos se colocaron en un envase con hielo. Luego se le añadió a cada tubo 4 ml de tolueno y se agitó en el vórtex por 15-20 segundos, donde las fases orgánicas e inorgánicas se separaron obteniéndose un cromóforo disuelto en el tolueno. El cromóforo obtenido de cada muestra fue colectado para obtener su máxima absorbancia usando espectrofotómetro (Milton Roy Spectronic 21D) a una longitud de onda de 520 nm, utilizando tolueno como blanco. La absorbancia se convirtió a concentración mediante una curva patrón de prolina elaborada con concentraciones conocidas.

b. Variables vegetativas

Longitud de rama y área foliar

Al final del ensayo se determinó la longitud de rama a cada planta, medido desde la base del brote hasta la última hoja formada y el área foliar de cada hoja se estimó mediante la aplicación de una ecuación de regresión desarrollada, tomando como variable independiente la longitud del nervio central de la hoja (Pérez, 2002) mediante la siguiente ecuación y la sumatoria de las estimaciones permitió conocer el área foliar de la planta.

$$\text{Área foliar (cm}^2\text{)} = 0,01055412 \cdot (L \cdot 10)^2 + 0,23713115 \cdot (L \cdot 10)$$

Siendo L la longitud del nervio principal en centímetros

Biomasa seca, parte aérea y raíz

Al final del ensayo se determinó la biomasa seca de las plantas, separando parte aérea (ramas y hojas) y biomasa de raíz. La estaca, de la cual se originaron los brotes aéreos y sus raíces, fue descartada. Después de cortado el brote, cada recipiente fue agitado dentro de un tanque con agua y las raíces fueron separadas cuidadosamente del sustrato. Los pesos se obtuvieron después de secar el material vegetal en estufa de ventilación forzada a 75°C hasta alcanzar peso constante. Con los pesos secos de las raíces y la parte aérea se determinó la relación entre ambos parámetros.

c. Variables anatómicas***Diámetro de raíz, estela y vasos***

Para determinar el efecto de los tratamientos de riego sobre la anatomía radical, al finalizar el ensayo se escogieron segmentos en la zona media del sistema radical y se conservaron en solución fijadora FAA (formalina, ácido acético y etanol al 70%). Posteriormente, se prepararon secciones transversales a mano alzada y se montaron con agua: glicerina (1:1) para obtener láminas semipermanentes para el estudio anatómico. Los montajes se observaron bajo un microscopio óptico, en un campo de 40X para el diámetro de raíz y estela y 400X para el diámetro de vasos. Así mismo, se contó el número de vasos y se empleó el programa de ImageJ 1.47 para procesar la información.

Ensayo de Campo

El segundo experimento se realizó en campo utilizando plantas de vid cv. Tempranillo injertadas sobre el portainjerto nativo ‘Criolla Negra’ de 7 años de edad espaciadas a 3 x 1 m (3333 vides/ha). Las plantas se condujeron mediante un sistema de espaldera en cordón bilateral, y fueron sometidas a una poda corta dejando en promedio cuatro pulgares por brazo.

Se emplearon cinco tratamientos de riego con siete repeticiones. Dado que la disposición de las válvulas de control del agua no permitían realizar la aleatorización de los tratamientos, se utilizó un diseño de bloques divididos o en franjas en el que los tratamientos no estaban ubicados al azar en cada bloque sino que mantuvieron una

conformación similar en todos los bloques. La parcela consistió de tres plantas por tratamiento para un total de 105 plantas sometidas a experimentación

Descripción de los tratamientos

En la Tabla 1 y Figura 6 se muestra la caracterización de los tratamientos.

Tabla 1. Descripción de los tratamientos de riego

Tratamiento	Descripción
Testigo A	Representado por un sistema de riego por goteo convencional (con un gotero por planta) que suministró el 100 % de la evapotranspiración del cultivo (ET _c)
Testigo B	Similar al anterior pero utilizando dos goteros a ambos lados de la planta
PRD-100	Riego para proveer el 100 % de la ET _c
PRD-67	Riego para proveer el 67 % de la ET _c
PRD-33	Riego para proveer el 33 % de la ET _c .

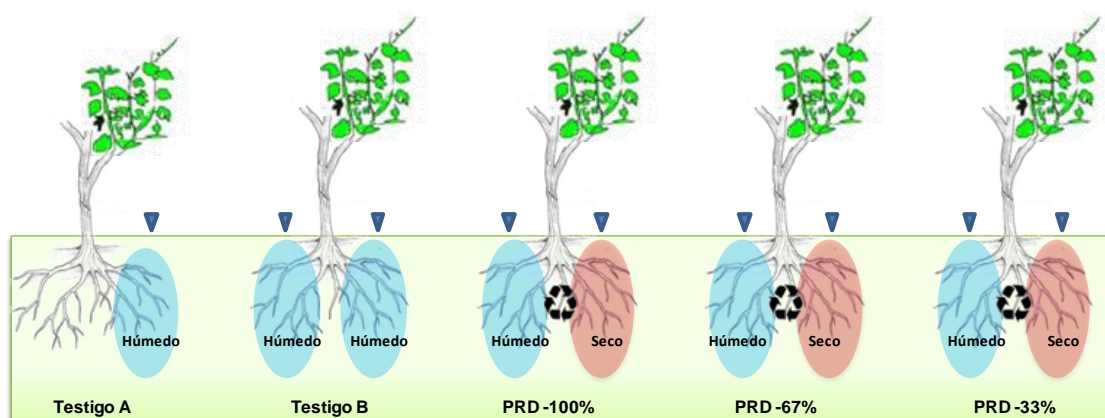


Figura 6. Representación de los cinco tratamientos de riego en el cultivar Tempranillo injertado sobre Criolla Negra.

La evapotranspiración de referencia (ET_o) fue obtenida en periodos semanales a través de los datos de evaporación (E_v) mediante la siguiente fórmula:

$$ET_o = E_v \times K_p$$

La evaporación fue obtenida directamente a partir de los datos de la tina en la estación meteorológica existente en el sitio del ensayo, mientras que el K_p se obtuvo a partir del procedimiento presentado en el documento FAO 24 (Doorenbos y Pruitt, 1977).

Para estimar la evapotranspiración del cultivo, considerando que los requerimientos hídricos aumentan a medida que la planta crece, se determinó el coeficiente del cultivo (K_c) según la ecuación descrita por Willians (2001)

$$K_c = 0,002 + 0,017X$$

donde X es el porcentaje de área sombreada medida al mediodía.

Según Willians (2001), la sombra debajo de una vid es una medida indirecta de la cantidad de radiación solar que la planta está interceptando, por lo que a medida que la planta va creciendo, el follaje de la vid se hace más denso, lo que resulta en más luz interceptada (más zona de sombra en el suelo) y por lo tanto un mayor consumo de agua.

$$\text{Luego, } ET_c = ET_o \times K_c$$

El volumen de agua aplicado por planta se determinó basado en el producto del área disponible de la planta multiplicado por la evapotranspiración del cultivo:

$$\text{Volumen de agua aplicado/planta} = ET_c \times \text{área disponible de la planta (3m}^2\text{)}$$

Se evaluaron las siguientes variables:

Humedad del suelo

El contenido de humedad del suelo se llevó a cabo mediante el uso de una sonda de neutrones Troxler mod. 3300 cada 30 cm hasta una profundidad de 1,5m y los valores fueron expresados en porcentaje volumétrico (% v/v). Se colocaron dos tubos de acceso de la sonda por tratamiento y fueron ubicados del lado este (E) y oeste (W) en referencia a la planta y al borde del bulbo de mojado. Las mediciones se realizaron a intervalos aproximadamente quincenales inmediatamente antes y después del riego correspondiente a esa fecha ó al momento de hacer un cambio de riego de un lado al otro en el sistema PRD.

Variables fisiológicas

Potencial hídrico foliar y conductancia estomática

Para la determinación del potencial hídrico foliar y conductancia estomática se emplearon hojas jóvenes y sanas que habían alcanzado su completo desarrollo (ubicadas en la posición 6 a la 8 desde el ápice), bien expuestas al ambiente, en número de 15 por tratamiento, a intervalos quincenales.

Variables vegetativas

Crecimiento de los brotes

Esta variable se determinó en todos los sarmientos de cada planta por tratamiento al final del ciclo del cultivo. Se midió el largo del sarmiento desde la base al ápice (última hoja visible).

Área foliar

En cuajado y en envero, se determinó el área foliar de la planta. Se seleccionaron cuatro sarmientos por planta representativos de cada brazo. Desde la base del sarmiento hacia su extremo se midió la longitud del nervio principal en una hoja de cada tres hojas. Mediante la aplicación de la ecuación de regresión ya señalada entre la longitud del nervio principal de la hoja y su área foliar se obtuvo 1/3 del área foliar del sarmiento. La relación entre la longitud del nervio principal y la superficie foliar de la hoja de la variedad Tempranillo se determinó mediante la siguiente fórmula (Pérez, 2002):

$$\text{Área foliar (cm}^2\text{)} = 0,01055412 \times (L \times 10^2) + 0,23713115 \times (L \times 10) \text{ (área promedio de una hoja)}$$

Siendo L la longitud del nervio principal en centímetros. El área foliar por planta se determinó de la siguiente forma:

$$\text{Área foliar/planta (m}^2\text{)} = \text{área foliar/sarmiento} \times 3 \times \text{N}^{\circ} \text{ de sarmientos/planta}$$

Biomasa seca parte aérea

Esta variable fue usada como indicador del crecimiento vegetativo, y consistió en realizar el pesaje del desecho seco de poda del ciclo anterior en todas las plantas del ensayo.

Componentes del rendimiento***Peso de racimos por planta***

Para ésta variable durante la cosecha se determinó el peso de todos los racimos para cada tratamiento; los resultados se presentaron como peso promedio del racimo.

Rendimiento

Durante la cosecha los racimos fueron pesados por planta y los resultados fueron expresados en kg.planta^{-1} para cada uno de los tratamientos.

Eficiencia de uso del agua (EUA)

Se determinó mediante la relación entre los kilogramos de uva producida y el volumen total de agua consumida y los resultados fueron expresados en kg.m^{-3}

Variables de calidad

Se realizó un análisis de los principales parámetros analíticos de la uva en todos los ciclos de estudio después de realizada la vendimia. Se recolectaron 10 muestras de bayas por tratamiento. Cada muestra de 100 bayas se pesó para determinar el peso de una baya, las cuales se mantuvieron congeladas a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su análisis. Con anterioridad al análisis, las muestras de uva se descongelaron a temperatura ambiente y se dividió la muestra en dos partes aproximadamente iguales, una de las cuales se utilizó para el análisis de los principales parámetros analíticos, y la otra para la determinación del color y los polifenoles.

Las bayas correspondientes a cada muestra se estrujaron hasta llenar un tubo de centrífuga Falcon con 15 ml de mosto. A continuación se centrifugó durante 5 minutos a 4000 rpm y se determinaron los siguientes parámetros:

Azúcares y sólidos solubles totales ($^{\circ}\text{Brix}$): El contenido en sólidos solubles del mosto se midió con un refractómetro digital (Atago WM-7, Japón).

Acidez total: la acidez total titulable del mosto se determinó mediante titulación potenciométrica tomando 10 ml del mosto usando NaOH 0,1 N hasta pH 8,2. Se empleó un potenciómetro Orion modelo 420-A para el control del pH durante la valoración,

manteniendo la muestra en agitación constante para homogenización. El volumen gastado de NaOH 0,1 N se expresó como acidez tartárica utilizando la siguiente conversión:

$$\text{Acidez tartárica (g/L)} = \frac{\text{Vol. NaOH gastado} * \text{Normalidad} * 0,7504 \text{ (g/L)}}{\text{Vol de muestra (mL)}}$$

pH: Se determinó el pH de las muestras utilizando un potenciómetro de mesa, Orión modelo 420-A

Color y polifenoles en uva

El estudio del color y de los polifenoles en uva se llevó a cabo mediante el método extracción y espectrofotometría UV-Visible.

Antocianos y polifenoles

Se determinó el contenido y la concentración de antocianos y polifenoles en uva en todos los ciclos de estudio siguiendo el método descrito por Iland et al. (2004). Para cada tratamiento se analizaron 10 muestras de uva. Se utilizó la mitad de la muestra no utilizada para el análisis de azúcares y acidez. Así, cada muestra de uva se trituro con un homogenizador de alta precisión (Ultra-Turrax, IKA, Alemania), durante 30 segundos a una rotación de 18000 rpm, hasta obtener una fina papilla. A continuación se pesó $1 \pm 0,05$ g de la papilla obtenida (Sartorius, modelo LB 1500S, 0,01 g de precisión) y se introdujo en un tubo Falcon de 15 ml previamente tarado, donde se vertieron 10 ml de una disolución hidroalcohólica (etanol:agua, 50/50 v/v) a pH=2. La suspensión obtenida se agitó cada 10 minutos durante una hora. Transcurrido este tiempo se centrifugó la muestra (5 minutos a 4000 rpm) y se tomó 1 mL del sobrenadante que se introdujo en otro tubo Falcon de 15 mL que ya contenía 10 ml de ácido clorhídrico 1M. Se agitó intensamente la nueva disolución durante 30 segundos y se dejó reposar durante 3 horas. Transcurrido este tiempo se midieron las absorbancias a 280 nm y 520 nm de esta disolución con un espectrofotómetro UV-VIS (Hach, modelo DR 5000, Düsseldorf, Alemania). El contenido y la concentración de antocianos y polifenoles en la baya se calcularon según las ecuaciones que se detallan a continuación.

Contenido de antocianos en la baya

$$\text{Antocianos (mg.g}^{-1}\text{)} = \frac{A_{520}}{500} \times 11 \times \frac{10,5}{100} \times \frac{1000}{\text{peso papilla (g)}}$$

Contenido de fenoles totales en la baya (unidades de absorbancia)

$$\text{Polifenoles totales (UA.g}^{-1}\text{)} = A_{280} \times 11 \times \frac{10,5}{100} \times \frac{1}{\text{peso papilla (g)}}$$

Análisis estadístico

Los resultados obtenidos para cada una de las variables fueron procesados mediante análisis de varianza y prueba medias de Tukey ($P \leq 0,05$) empleando el paquete estadístico Statistix 8. Cuando los datos no se ajustaron a una distribución normal o no hubo homocedasticidad se emplearon transformaciones logarítmicas o de raíz cuadrada para cumplir con los supuestos del análisis. En tal caso, la transformación utilizada se señala al pie de la tabla de resultados.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Ensayo de contenedor

Potencial hídrico foliar

En la Figura 7 (ciclo I) se muestran los valores diurnos (mínimos) alcanzados por el potencial hídrico foliar (PHF) en los materiales de vid evaluados y se observan valores de PHF menores en la medida que disminuyó el volumen de riego aplicado. Los valores para R1 y R2 estuvieron bastante cercanos entre sí, sin diferencias significativas entre T/CN y T, mientras que a partir de R3 hasta R5 los valores son cada vez más negativos en los tres materiales vegetales evaluados ($P \leq 0,05$). Cuando las plantas recibieron los riegos R1 y R2 el potencial promedio alcanzado fue de -0.82 y -0.88 MPa respectivamente, mientras que en el R3, R4 y R5 los valores fueron -0.95, -1.04 y -1.16 respectivamente. Estos resultados son similares a lo reportado por Antolin et al. (2006) en el cultivar Tempranillo y Pire et al. (2010) en el portainjerto Criolla Negra y los cultivares de uva para vino Chenin Blanc y Syrah; estos autores encontraron que el potencial hídrico foliar se mantenía alto hasta cierto nivel de humedad en el suelo, a partir del cual comenzaba a mostrar descensos significativos. Poni et al. (2007), al evaluar el cultivar Sangiovese cultivado bajo un sistema de raíces divididas “split root” bajo dos condiciones húmedo-húmedo (ambos potes) y PRD, muestran una alta correlación entre el contenido de humedad del suelo y el potencial hídrico foliar, donde este último se hace cada vez más negativo a medida que disminuía el contenido de humedad en el pote. Resultados similares fueron reportados por Poni et al. (2009) en el cv. Lambrusco quienes encontraron valores de -0.8 MPa en plantas bien regadas (capacidad de campo) y tendió a disminuir en plantas sometidas a estrés hídrico cuando encontraron valores de hasta -1.2 MPa. De manera similar, los valores de PHF tendieron a disminuir de -1,10 a -1,70 MPa en plantas cv. Rizamat (Du et al., 2008) y de -1.04 a -1,6 MPa en el cultivar Moscatel (De Souza et al., 2005) sometidas a PRD.

En la Tabla 2 se presentan los valores mínimos alcanzados por el potencial hídrico foliar durante el ciclo II de evaluación del materia vegetal. Con relación a los tratamientos de

riego, se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos, observándose que la planta disminuyó su estatus hídrico a medida que el riego se hacía más limitante.

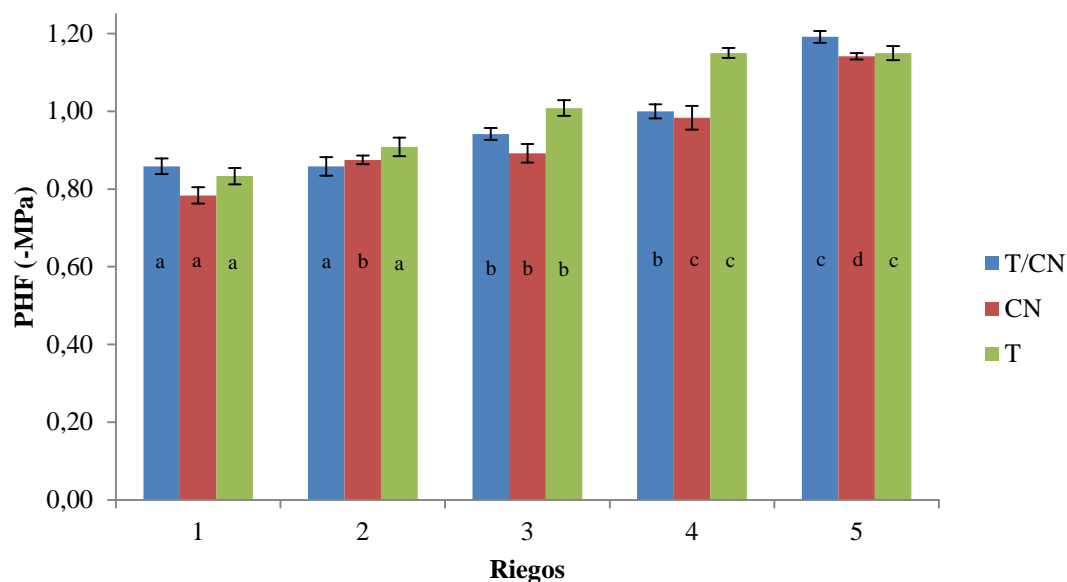


Figura 7. Potencial hídrico foliar (-MPa) al mediodía en viñas en función del riego y el material vegetal. Las barras verticales representan el error estándar. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo, T/CN: T injertado sobre CN. Valores seguidos por una misma letra en cada material vegetal no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

El valor mínimo alcanzado (-1.32 MPa) es superior al obtenido por Pire et al. (2010) en el portainjerto Criolla Negra y los cultivares de uva para vino Chenin Blanc y Syrah quienes reportaron un potencial de -1.57 MPa, similar al reportado por Sipiora y Lissarrague (1999) quienes encontraron un potencial de -1.30 MPa en el cv. Tempranillo cultivado sin riego y poda leve, e inferior al -1.16 y -1.13 MPa reportado por De la Hera et al. (2007) en el cv. Monastrell en las fases fenológicas de cuajado del fruto y envero, respectivamente. Así mismo, está dentro del rango de -1.09 y -1.35 MPa encontrado por Araujo et al. (1999) en el cv. Alphonse Lavallé sometido a tratamientos de baja y alta irrigación, y al reportado por Williams y Trout (2005) quienes reportaron potenciales en un rango de -0.65 y -1.37 MPa en el cultivar Thompson Seedless bajo diferentes tratamientos de riego.

Con relación al material vegetal injertado o directo no existieron diferencias significativas entre los cultivares (Tabla 2). Resultados similares fueron reportados por Hugalde y Vila (2014) quienes analizando variedades de uva para vino observaron que el potencial hídrico de mediodía, medido entre las 12:00 y 14:00, fue diferente entre los tratamientos hídricos. Las plantas bajo estrés mostraron un valor menor (-1.03 MPa) que aquellas en capacidad de campo (-0,88 MPa) y no encontraron diferencias significativas entre variedades.

Tabla 2. Potencial hídrico foliar (-MPa) al mediodía en viñas en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN

Riego	Material Vegetal			Media general
	T/CN	CN	T	
1	0,83	0,82	0,80	0,82 a
2	0,95	0,94	0,91	0,93 b
3	1,06	1,05	1,03	1,05 c
4	1,18	1,18	1,26	1,21 d
5	1,33	1,34	1,29	1,32 e
Media	1,07 a	1,07 a	1,06 a	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$).

Conductancia estomática

Se detectó un efecto significativo ($P \leq 0,05$) de los tratamientos de riego sobre la conductancia estomática para ambos ciclos de cultivo estudiados (Tabla 3). Durante el ciclo I, los valores fueron moderadamente altos en los materiales de vid bajo condiciones de riego R1 y R2, los cuales mostraron un promedio global de $196,94 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y $173,83 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectivamente y tendieron a disminuir a partir del tratamiento de riego R3. Una tendencia similar fue observada durante el ciclo II, donde las medias generales a R1 y R2 fueron $178,68$ y $153,86 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, mientras que estos valores disminuyeron a $103,61$ y $102,48 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para R4 y R5. Valores de conductancia estomática entre 200 y $100 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ fueron observados en plantas de vid cv. Moscatel bajo condiciones de riego con 100% de la ETC y no regadas, respectivamente (de Souza et al., 2003; 2005) y Pire et

al. (2010) encontraron que la conductancia estomática tendió a disminuir a medida que disminuyó el contenido de humedad del sustrato en diferentes cultivares de vid.

Adicionalmente, se detectó efecto del material vegetal sobre los valores de conductancia estomática, observándose mayores valores en plantas del cultivar Criolla Negra y plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra, las cuales a su vez no mostraron diferencias entre ellas (Tabla 3). Durante el ciclo I, el cultivar Tempranillo franco de pie mostró la menor conductancia con un promedio de $110,03 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. De acuerdo con Padgett-Johnson et al. (2000), los portainjertos sometidos a déficit de riego, pueden modificar el comportamiento en el intercambio gaseoso del cultivar injertado, lo cual explicaría la similitud en el comportamiento de Tempranillo injertado (T/CN), comparado con Tempranillo franco de pie (T). Diferencias en la conductancia estomática también han sido observadas en plantas del cultivar Müller Thurgau injertado sobre tres portainjertos híbridos (H1, H8, H26), lo cual ratifica que existe una interacción entre el portainjerto y el injerto (Iacono et al., 1998). En este sentido, Düring (1994) señaló la importancia de la selección de portainjertos adecuados de manera de favorecer la eficiencia en el intercambio gaseoso en hojas y consecuentemente mejorar la resistencia a la sequía mediante el incremento de la eficiencia en el uso del agua.

Las variaciones en la tolerancia a la sequía detectadas entre los cultivares de *Vitis vinifera* han sido principalmente explicadas por diferencias en el comportamiento estomático (Medrano et al., 2003; Schultz, 2003), lo cual ha originado diferentes estrategias de adaptación debido a la variabilidad genética existente en estos cultivares (Prieto et al., 2010). En tal sentido, diferencias en la conductancia estomática por efecto del cultivar han sido reportadas en Criolla Negra (Pire et al., 2010), así como en Syrah y Grenache (Hugalde y Vila 2014).

Según los criterios utilizados en viticultura (Schultz, 2003; Chaves et al., 2010; Collins et al., 2010), estas respuestas diferenciales han permitido catalogar los cultivares como isohídricos (potencial hídrico de la hoja casi constante tanto en plantas estresadas como en plantas bien regadas) o anisohídricos (amplias fluctuaciones en el potencial hídrico de la hoja de acuerdo con el estado hídrico del suelo y la demanda evapotranspiratoria).

Tabla 3. Conductancia estomática ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en viñas en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN

Riego	Ciclo I				Ciclo II			
	T/CN	CN	T	Media general	T/CN	CN	T	Media general
1	215,7	231,8	143,3	196,9 a	170,0	220,9	145,1	178,7 a
2	181,8	221,7	118,0	173,8 ab	143,1	181,3	137,2	153,9 ab
3	144,2	182,27	117,8	148,1 bc	147,3	149,6	124,9	140,6 b
4	148,2	150,8	79,5	126,2 c	100,9	103,8	106,1	103,6 c
5	155,2	151,8	91,5	132,8 bc	104,3	100,6	102,5	102,5 c
Media	169,0 a	186,7 a	110,0 b		133,2 ab	151,2 a	123,2 b	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

Con base en esto, los altos valores de conductividad estomática observados en Criolla Negra permitirían considerarlo como isohídrico, puesto que mostró mayor control de la apertura estomática. Con relación al cultivar Tempranillo, se evidenciaron diferencias derivadas de la condición injertada o franco de pie, siendo mayor la conductancia estomática en el primero. Investigaciones previas han señalado a este cultivar isohídrico (Medrano et al., 2003; Antolín et al., 2006) como anisohídrico (Santesteban et al., 2009). De acuerdo con Hugalde y Vila (2014), el comportamiento de una variedad puede mostrar variaciones en función a las condiciones climáticas, los tratamientos hídricos y los potenciales hídricos del suelo y foliares, y el ambiente donde la planta haya crecido (campo o invernadero).

Ácido abscísico (ABA)

El riego y el material vegetal mostraron efecto sobre la concentración de ABA en hojas y raíces de las plantas de vid. El T/CN aumentó dramáticamente la concentración de ABA ante la menor humedad del sustrato (nivel 5) tanto en el primer como en el segundo ciclo (Figuras 8a y 8b) luego de que ésta permaneció baja y casi invariable ante el resto de los tratamientos con humedades ligeramente superiores. El cultivar Tempranillo franco de pie no mostró respuesta alguna en el primer ciclo, aunque en el segundo se observó un ligero incremento con el déficit de humedad; no obstante, las concentraciones de ABA fueron bajas y no llegaron a superar 1000 ng.g^{-1} . En ambos ciclos de cultivo el CN presentó los mayores valores de ABA a excepción del nivel 5 de humedad en el que fue superado por T/CN. Ha sido establecido que el ABA es sintetizado principalmente en raíces de plantas de vid sometidas a estrés hídrico (Ferrandino y Lovisolo 2014; Okamoto et al., 2004). Lovisolo et al. (2010) afirmaron que probablemente el ABA se sintetiza en las células del parénquima vascular y posteriormente es transportado vía xilema hacia las hojas facilitando así la respuesta estomática. En el caso de las raíces (Figura 8c), se observa que los niveles de ABA detectados fueron hasta aproximadamente 10 veces menores que en las hojas, lo cual sustenta la tesis anterior de que el ABA sintetizado es principalmente transportado a las hojas y no se acumula en la raíz. Se observa, asimismo, que existió un comportamiento similar al de las hojas en cuanto a que la concentración de ABA fue superior en el sustrato con menor contenido de humedad en comparación con el que había recibido riego casi continuo (nivel 1). Esta respuesta se produjo en los tres tipos de material vegetal estudiado independientemente de que en “Tempranillo” (T) franco de pie los

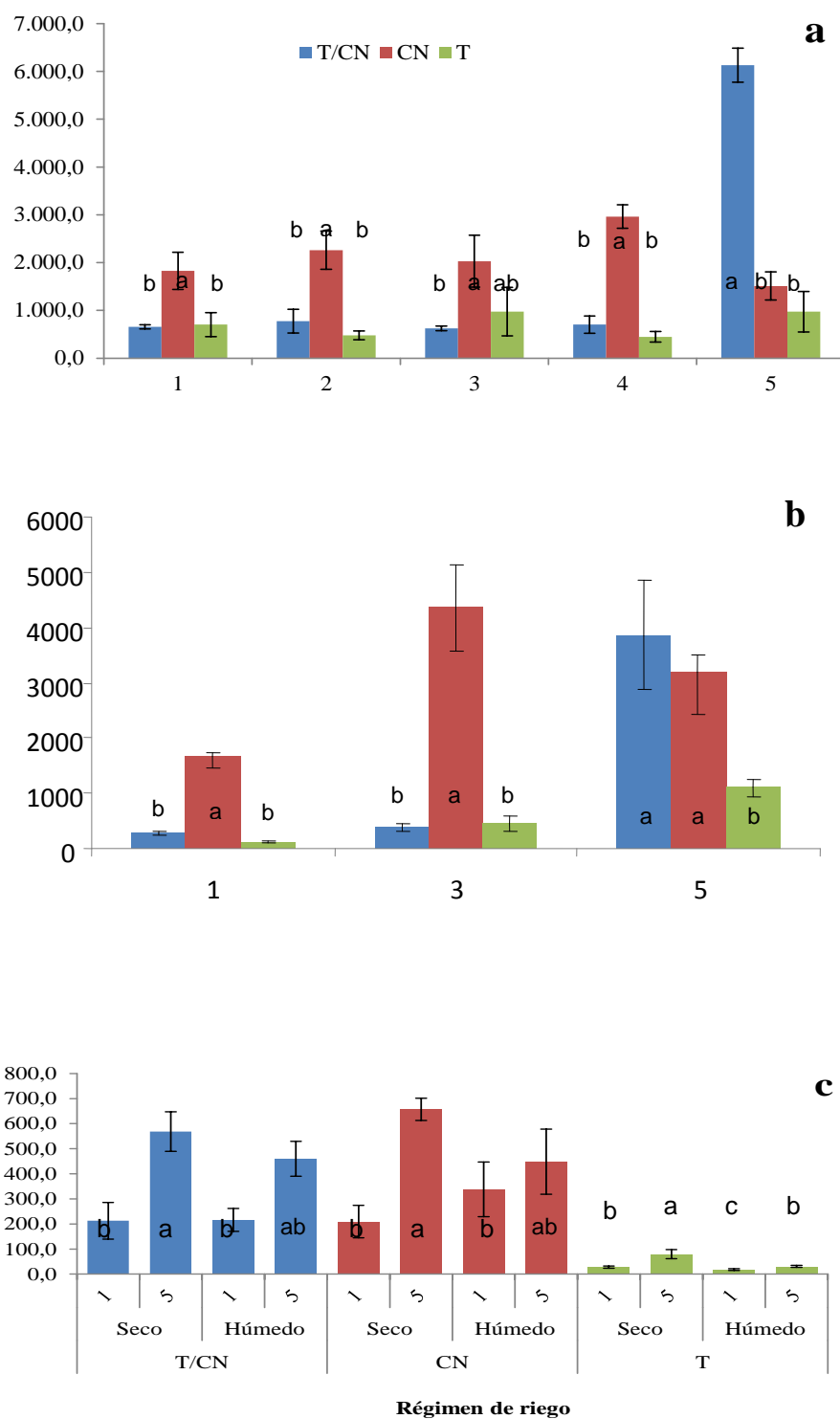


Figura 8: Contenido de ABA en materiales de vid sometidos a diferentes regímenes de riego. (a, b): comparaciones entre hojas del material vegetal para un mismo tratamiento de riego; (c): comparaciones entre raíces en cada tratamiento de riego y zona de humedecimiento para un mismo material vegetal. CN: Criolla Negra; T: Tempranillo; T/CN: T injertado sobre CN. 1 al 5 son los tratamientos de riego, de mayor a menor (Tukey, $P \leq 0,05$).

valores fueron mucho más bajos que en el portainjerto (CN) o en el cultivar injertado (T/CN). La misma tendencia se obtuvo sin importar que las raíces hubiesen estado en el período de humedecimiento o de secado, tal como se observa en la figura.

Cuando se compararon las concentraciones de ABA en raíces provenientes de las zonas húmeda y seca del suelo del tratamiento con mayor déficit hídrico se observaron mayores promedios en la zona seca de los tres materiales vegetales. Lo anterior parece indicar que en el poco tiempo que duró el ciclo de alternancia de los riegos (aproximadamente 3 días) la planta logró incrementar los niveles de la hormona. Esto no se observó en las plantas bien regadas (R1) ya que sus niveles de ABA se mantuvieron bajos ya fuese que la muestra de raíces proviniera de la zona en proceso de humedecimiento o de secado.

Si se considera que el tratamiento con mayor déficit hídrico correspondió a plantas que sólo recibían el riego una vez que el potencial en el sustrato alcanzaba valores de aproximadamente $-0,38$ MPa, se podría concluir que este potencial en el suelo es suficiente para producir el estímulo que promueva la síntesis de ABA en la planta en el período de 3 días.

En otras investigaciones, Antolín et al. (2006) detectaron diferencias en los niveles de ABA en hojas de Tempranillo provenientes de plantas manejadas con riego deficitario y riego PRD, siendo superiores en las primeras a lo largo del ciclo de cultivo. Adicionalmente, observaron variaciones en el contenido de ABA durante el ciclo, cuyos mínimos valores ($4,0 \text{ nmol.g}^{-1}$) fueron detectados a mediados del envero, los cuales tendieron a incrementarse al final de esta fase, alcanzando valores cercanos a $5,0 \text{ nmol.g}^{-1}$.

Las plantas sometidas a mayor déficit hídrico mostraron incrementos del contenido de la hormona en los tres materiales vegetales. Estudios realizados con otros cultivares de vid demuestran resultados similares. Speirs et al. (2013) notaron incrementos que oscilaron desde 500 hasta 1500 ng.g^{-1} en el contenido de ABA en plantas de vid cv Cabernet Sauvignon regadas con el 65 y 25 % de su requerimiento hídrico. Las concentraciones en el raíz variaron significativamente durante el periodo de evaluación aunque los incrementos fueron menos evidentes que en hoja. A pesar de la variación estacional de ABA, las concentraciones fueron

mucho mayores en plantas sometidas a mayor déficit hídrico. Similarmente, Bondada y Shutthanandan (2012) detectaron que el contenido de ABA en hojas de Cabernet Sauvignon se incrementó hasta cinco veces en hojas sometidas a estrés hídrico. Investigaciones previas han demostrado que tanto el régimen como el tiempo de riego provocaron el incremento del contenido de ABA endógeno en Baco noir y Chardonnay (Balint y Reynolds, 2013); sin embargo, éste fue menos pronunciado en Chardonnay, lo cual indicó que la síntesis de ABA es dependiente del cultivar. Okamoto et al. (2004) reportaron que los niveles de ABA incrementaron continuamente durante cinco días después de haber suprimido el riego en plantas de Chardonnay y este incremento fue aun mayor cuando el riego fue suprimido 25 días después del envero, comparado con plantas sin riego 15 días después del envero.

Tal como era esperado, una de las respuestas comunes en plantas sometidas a déficit hídrico es el incremento significativo del nivel de ABA (Okamoto et al., 2004), principalmente en la hoja y xilema del pecíolo (Bondada y Shutthanandan 2012). La disminución de la conductancia estomática como respuesta a la acumulación de ABA es considerada una reacción inmediata de plantas de vid sometidas tanto a PRD (Dry y Loveys, 1999) o suelos con déficit hídrico (Williams et al., 1994).

De acuerdo con Speirs et al. (2013), el ABA actuaría en conjunto con otras señales químicas e hidráulicas señaladas por Christmann et al. (2007) como también involucradas en la regulación estomática. Aunque los mecanismos fisiológicos aún no han sido completamente determinados, Bondada y Shutthanandan (2012), basándose en observaciones en otros cultivos, propusieron que la acumulación de ABA y reducción de la conductancia estomática por efecto del estrés hídrico favorecería la reactivación del crecimiento de hojas y bayas posterior a la re-aplicación del riego. Estos autores sostienen que esto podría ser posible por un incremento en el transporte de solutos y productos de la fotosíntesis hacia las células en crecimiento y también por estimulación de la conductividad hidráulica. El estrés hídrico induce la acumulación de solutos en la raíz lo cual contribuiría el mantenimiento del potencial hídrico favoreciendo así la absorción de agua y el mantenimiento de la presión de turgor necesarios para el crecimiento de las raíces (Roberts y Snowman 2000). De acuerdo con estos

autores, el potencial de membrana de las células de la raíz es regulado por la concentración de ABA puesto que favorece el flujo de K^+ hacia los vasos del xilema y la acumulación en la raíz.

Prolina

El contenido de prolina varió en cada material vegetal evaluado y aumentó con el incremento del estrés hídrico (Tabla 4). Los mayores valores fueron observados en Tempranillo franco de pie ($P \leq 0,05$), con valores que oscilaron entre 5,05 hasta 12,19 $\mu\text{mol.g}^{-1}$ de hoja cuando las plantas fueron sometidas a -0,02 y -0,38 MPa de riego, respectivamente. Aunque las plantas de CN también mostraron incrementos en la concentración de prolina, estos fueron inferiores a los observados en Tempranillo, incluso cuando fueron sometidas al máximo nivel de estrés hídrico, sólo alcanzaron el 47,5 % del obtenido en dicho cultivar. Con relación a Tempranillo injertado (T/CN) la concentración de prolina mostró valores intermedios cuando se comparó con Tempranillo y CN en todos los tratamientos de riego, y fueron 30,1 y 12,5 % menores que en Tempranillo franco de pie en plantas bien regadas y sometidas al máximo déficit hídrico, respectivamente, mientras que la concentración de prolina fue 68,8 y 54,26 % mayor con respecto a CN. Estos resultados indican que el portainjerto puede afectar la concentración de prolina en el cultivar Tempranillo.

Tabla 4. Contenido de prolina ($\mu\text{mol.g}^{-1}$) en hojas de vid en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN

Riego	Material vegetal			Media general
	T/CN	CN	T	
1	3,53	2,43	5,05	3,67 c
2	4,40	2,45	7,86	4,90 bc
3	6,18	2,24	10,37	6,26 b
4	6,72	2,58	10,45	6,58 b
5	10,67	5,79	12,19	9,55 a
Media	6,30 b	3,1 c	9,18 a	

Promedios seguidos por letras similares son estadísticamente iguales entre sí según la prueba de (Tukey $P \leq 0,05$).

Estudios realizados por Jogaiah et al. (2014) demostraron diferencias en la acumulación de prolina en plantas sometidas a estrés hídrico, siendo mayor en las plantas más estresadas. Además, encontraron que la concentración de este aminoácido también podía ser afectada por efecto del portainjerto y el estado de desarrollo.

Ikbal et al. (2014) observaron que el contenido de prolina libre incrementó en raíces de *Vitis vinifera* var. Doukkali a medida que disminuyó el potencial osmótico, siendo hasta 3 veces mayor en plantas sometidas a -0,8 MPa en relación con las plantas testigo. La disminución activa del potencial osmótico u osmorregulación posibilita a la planta para mantener por mayor tiempo la turgencia celular en períodos de estrés hídrico, manteniendo así cierto crecimiento tanto de la parte aérea como de las raíces, lo que a su vez le permitiría explorar mejor las reservas de agua del suelo (Schultz, 1996). Esta capacidad que poseen algunas plantas superiores de disminuir su potencial osmótico en función del déficit hídrico se considera un importante mecanismo de tolerancia a la sequía (Morgan, 1984).

De acuerdo con Schaller (2005), la prolina producida en respuesta al estrés hídrico es acumulada principalmente en el citosol y en ocasiones estos compuestos orgánicos son sustituidos por iones inorgánicos (Patakas y Noitsakis, 2001), pero éstos pueden ejercer un efecto adverso en la célula a altas concentraciones. De manera que la prolina le confiere protección a la membrana y a las proteínas del efecto adverso de las altas concentraciones de iones inorgánicos. Este aminoácido constituye uno de los principales osmoprotectores en plantas de vid puesto que al incrementar su nivel contribuye en la regulación de la pérdida de agua en respuesta al estrés hídrico (Carvalho et al., 2015) dado que protege a las plantas al funcionar como un regulador osmótico celular entre el citoplasma y la vacuola, lo cual le confiere protección a la membrana (Ozden et al., 2009). Este hecho ha permitido sugerir que la magnitud de su incremento puede ser usado como índice del potencial de tolerancia de los cultivares a la sequía (Kala y Godara, 2011). Adicionalmente, la síntesis o acumulación de prolina depende de la actividad de las enzimas pirrolina-5-carboxylato sintetasa y la pirrolina-5-carboxylato reductasa, las cuales son afectadas por el nivel de estrés y la especie o variedad (Ranganayakulu et al., 2015), por lo que se podría inferir que estas presentaron mayor actividad en el cultivar Tempranillo franco de pie.

Variables anatómicas

Tanto los tratamientos de riego como el material vegetal utilizado mostraron efecto sobre los diámetros de raíz y la estela así como sobre el diámetro y número total de los vasos del xilema ($P \leq 0,05$) (Figuras 9 a-d). En el caso de la vid Criolla Negra se observó que la tendencia fue a disminuir los diámetros de la raíz, la estela y los vasos, así como a incrementar el número de los vasos al aumentar el nivel de estrés hídrico al que estuvo sometida la planta. Particularmente, al pasar del mayor potencial de humedad en el sustrato (-0,02 MPa) al de menor potencial (-0,38 MPa), el diámetro de la raíz varió de 2,0 a 1,7 mm, el diámetro de estela de 1,6 a 1,2 mm, el diámetro de los vasos de 0,042 a 0,030 mm y el número de los vasos de 43,5 a 68,8. Similar respuesta se observó en ‘Tempranillo’, excepto para el número de vasos en los cuales no se observó tendencia alguna. Por su parte, la variedad Tempranillo injertada (T/CN) no mostró tendencia aparente para ninguna de estas variables, tal vez indicando que la condición de injertación habría afectado la capacidad de respuesta de las raíces del portainjerto.

Bauerle et al. (2008) también encontraron que el diámetro de las raíces tendió a ser más pequeño a medida que aumentó el estrés hídrico en vid cv. Merlot, y esta variación en el diámetro puede atribuirse a los cambios en la capacidad de almacenamiento de agua y el crecimiento de la raíz, el cual es estimulado por la presión de turgencia (Génard et al., 2001). De acuerdo con Bengough et al. (2011), el crecimiento de las raíces en el suelo puede ser limitado por diferentes factores entre los que el estrés hídrico es considerado uno de los principales responsables.

Según Botía y Romero (2013), la técnica de PRD promueve el desarrollo de raíces de mayor diámetro capaces de paliar las necesidades hídricas de la planta, lo que promueve un mayor almacenamiento de agua, por lo cual resulta una estrategia útil en el manejo del uso de agua en el cultivo de vid. En función de esta afirmación, el efecto de la técnica PRD en nuestros resultados se habría evidenciado sólo en el material injertado puesto que, aunque no promovió el aumento en el diámetro de la raíz, fue el único que logró mantenerlo bajo condiciones de déficit hídrico, a diferencia de CN y T en los cuales el diámetro de la raíz tendió a disminuir a medida que disminuyó el volumen de riego aplicado.

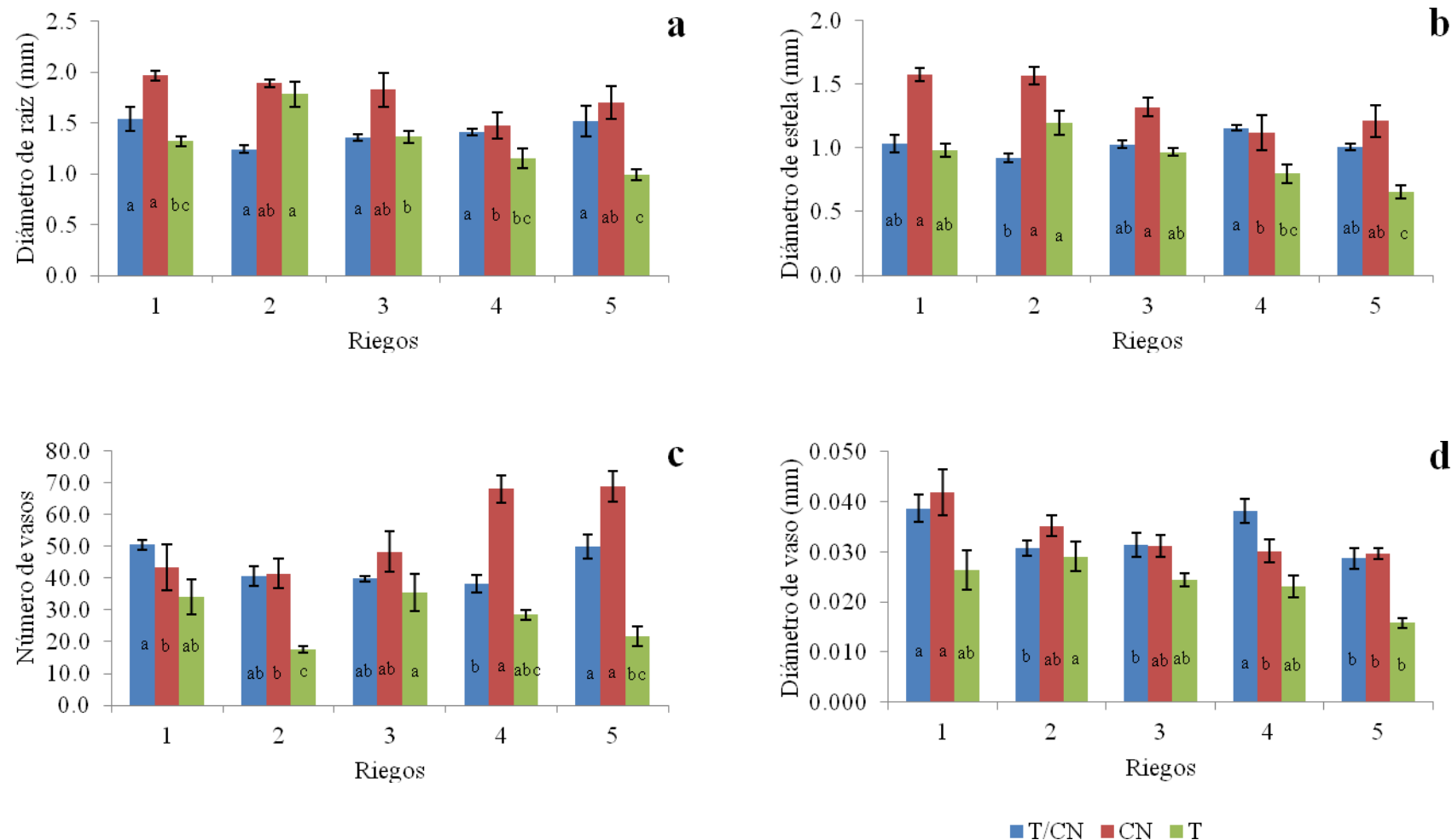


Figura 9. Diámetro de raíz (a), diámetro de estela (b), número de vasos (c) y diámetro de vasos (d) en raíces de materiales de vid sometidos a diferentes regímenes de riego CN: Criolla Negra; T: Tempranillo; T/CN: Tempranillo injertado sobre: Criolla Negra. Las barras verticales representan el error estándar. Valores seguidos por una misma letra en cada material vegetal no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

Investigaciones sobre la anatomía del xilema de la vid han mostrado que las raíces de plantas bien regadas tuvieron tanto un mayor diámetro de vasos y menor número de éstos que en plantas no regadas, y el efecto fue más notorio en el xilema secundario (Rajaei et al., 2013). También Lovisoló y Schubert (1998) encontraron que los vasos del xilema tenían los mayores diámetros en plantas bien regadas. Las características anatómicas del ápice de la raíz son determinantes en la respuesta del crecimiento de la raíz bajo condiciones de déficit hídrico (Hsiao y Xu, 2000). Probablemente en raíces de CN, la diferenciación del xilema ocurre más rápidamente por lo que puede responder más eficientemente al estrés hídrico aumentando su número y disminuyendo el diámetro de sus vasos, mientras que en Tempranillo franco de pie esta diferenciación podría ocurrir más lentamente. En el caso de las vides injertadas, las características anatómicas del xilema del portainjerto pudieron haber influenciado la capacidad de absorción, transporte y conducción del agua (Serra, 2014). En tal sentido, como tal como fue observado en este estudio, la anatomía del xilema de CN pudo haber influenciado la anatomía del xilema en plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra (T/CN).

La eficiencia de conducción del xilema es determinada por el mayor número y tamaño de los vasos; sin embargo, en condiciones frecuentes de estrés hídrico ocurre reducción del diámetro de los vasos, protegiéndolos de cavitación y en consecuencia se evitan problemas de embolismo (Zimmermann y Milburn, 1982). De acuerdo con las observaciones de Lovisoló y Schubert (1998), la disminución del crecimiento por efecto del estrés hídrico provoca a su vez la disminución del diámetro de los vasos, lo cual parece ser el principal factor que afecta la conductividad hidráulica cuando las plantas son sometidas a estrés hídrico moderado.

Crecimiento Vegetativo

El área foliar, longitud de ramas y masa seca de los brotes fue afectado por el riego de los diferentes materiales de vid evaluados durante el primer y segundo ciclo (Tablas 5, 6 y 7). En general, el área foliar fue mayor en Criolla Negra en todos los tratamientos de riego ($P \leq 0,05$), siendo entre 54,1 y 62,7 % mayor que T/CN y Tempranillo franco de pie, respectivamente en plantas sometidas a -0,02 MPa, mientras que a mayor déficit hídrico el área en CN fue 44,5 y 40,4 % mayor que T/CN y Tempranillo franco de pie, respectivamente. Las plantas de Tempranillo franco de pie mostraron los menores valores

de área foliar, siendo 2462,9 y 2480,6 cm² bajo el mismo contenido de humedad. El área foliar comenzó a disminuir cuando las plantas fueron sometidas a contenidos de humedad en el sustrato por debajo de -0,14 MPa en los diferentes materiales vegetales. En tal sentido, el área foliar disminuyó en los tres materiales durante el primer ciclo, mientras que durante el segundo ciclo, la disminución en el área foliar fue aun mayor en el cultivar Tempranillo franco de pie (39,1 % comparada con una disminución menor en T/CN y CN). Reducciones aun mayores fueron evidenciadas en el área foliar de plantas sometidas al máximo de estrés hídrico en T/CN, CN y T, durante los dos ciclos del ensayo en contenedores.

Con relación a la longitud de ramas, también se observó efecto del riego en los diferentes materiales vegetales (Tabla 6). Similar al comportamiento observado en el área foliar, la longitud de ramas fue siempre mayor en CN con respecto a los otros materiales vegetales evaluados ($P \leq 0,05$) y tendió a disminuir en la medida que aumentó el déficit hídrico. Esta disminución fue relativamente mayor durante el segundo ciclo del ensayo en contenedores.

De manera similar, la biomasa seca de brotes de vid fue afectada por el riego y los máximos valores fueron detectados en CN, seguidos de T/CN y T (Tabla 7). Durante el primer ciclo fueron detectadas diferencias principalmente cuando las plantas fueron sometidas a la máxima condición de estrés hídrico (-0,38 MPa), lo cual provocó que la masa seca se redujera en 64,6 % en Tempranillo, mientras que en CN y T/CN la disminución fue menor (28,3 y 28,8 %, respectivamente). Similarmente, durante el segundo ciclo se observó un efecto más drástico en la reducción de la masa seca de los brotes en los tres materiales vegetales.

El efecto del riego sobre el área foliar y peso de los brotes ha sido comprobado en varios cultivares de vid. Santesteban et al. (2011) demostraron que existían diferencias en el peso de los brotes en plantas de vid cv. Tempranillo sometidas a diferentes regímenes de riego,

Tabla 5. Área foliar ($\text{cm}^2.\text{planta}^{-1}$) de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.

Riego	Ciclo I				Ciclo II			
	T/CN	CN	T	Media general	T/CN	CN	T	Media general
1	2854,8	4551,5	2462,9	3289,74 a	2594,8	5057,6	2480,6	3377,7 a
2	2592,9	4093,0	2364,4	3016,77 a	2226,2	4314,8	1837,3	2792,8 ab
3	2308,9	3332,9	2036,4	2559,42 b	1964,2	3964,7	1510,8	2479,9 b
4	1763,7	3322,4	1217,4	2101,13 c	1686,0	3385,5	1144,9	2072,1 c
5	1181,6	2654,6	1071,5	1635,93 d	1212,1	2370,3	872,1	1484,8 d
Media	2140,4 b	3590,9 a	1830,5 c		1936,6 b	3818,6 a	1569,1 c	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

Tabla 6. Longitud de ramas (cm.planta⁻¹) de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.

Riego	Ciclo I				Ciclo II			
	T/CN	CN	T	Media general	T/CN	CN	T	Media general
1	164,2	282,7	140,3	195,72 a	211,3	292,8	189,8	231,33 a
2	150,5	256,8	141,0	188,78 ab	173,3	226,3	162,2	187,44 b
3	105,7	221,5	137,8	155,0 abc	175,3	212,5	149,2	179,00 bc
4	117,5	220,8	104,3	147,55 bc	132,2	204,7	115, 3	150,72 cd
5	115,8	174,7	99,2	129,89 c	124,2	153,3	111,7	129,72 d
Media	130,73 b	231,63 a	124,53 b		163,27 b	217,93 a	145,73 b	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

Tabla 7. Masa seca (g.planta⁻¹) de los brotes de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.

Riego	Ciclo I				Ciclo II			
	T/CN	CN	T	Media general	T/CN	CN	T	Media general
1	30,2	51,9	33,6	38,52 a	56,9	104,8	41,0	67,57 a
2	27,5	47,5	26,7	33,88 ab	30,4	63,9	21,4	38,57 b
3	23,2	39,0	22,5	27,60 bc	21,6	71,8	24,5	39,29 b
4	21,4	39,4	14,6	25,12 bc	24,7	53,5	24,6	34,27 b
5	21,5	37,2	11,9	24,14 c	25,7	65,0	18,4	36,37 b
Media	24,75 b	42,95 a	18,93 c		31,84 b	71,81 a	25,99 b	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

siendo mayor en plantas mantenidas bajo riego convencional cuando fue comparado con plantas con riego deficitario regulado.

De manera similar, Intrigliolo y Castel (2008) observaron que, en promedio, las plantas regadas de vid cultivar Tempranillo mostraron 13,3 % más área foliar y 27,9 % más masa seca de brotes con respecto a las plantas no regadas en un estudio de seis años. De manera similar, plantas de vid cultivar Moscatel sometidas a riego correspondientes al 100 y 50 % de su requerimiento hídrico desarrollaron mayor área foliar (8,1 y 6,0 m². planta) comparadas con plantas no regadas (4,7 m². planta), con una tendencia similar en el contenido de biomasa seca de los brotes (dos Santos et al., 2007)

El estrés hídrico reduce el crecimiento de brotes en varios cultivos incluyendo plantas herbáceas y árboles, por lo que el crecimiento vegetativo es el primer proceso afectado (Hardie y Martin 2000). Similar a los resultados obtenidos en la presente investigación, Pire et al. (2007) encontraron que plantas de CN desarrollaron mayor área foliar y masa seca de brotes en relación con los cultivares Chenin Blanc (Ch) y Syrah (Sy) francos de pie y esto también ocurrió cuando estos dos cultivares fueron injertados sobre CN, incluso bajo condiciones de riego escaso, aunque bajo tal condición la producción de área foliar disminuyó notablemente en comparación con las plantas bien regadas. De acuerdo con estos autores, la disminución en el área foliar y en la masa seca de brotes se debió principalmente a la reducción de la tasa de crecimiento y no a la pérdida de follaje. En general las plantas del portainjerto Criolla Negra son plantas vigorosas y presentan láminas foliares mayores, lo que habría contribuido al mayor área foliar obtenida.

Gómez del Campo et al. (1998) concluyeron que las variedades pueden desarrollar diferentes estrategias para compensar el área foliar y observaron que Chardonnay desarrolló un mayor número de hojas laterales, mientras que Tempranillo produjo menor número de hojas pero de mayor tamaño. La reducción del área foliar en plantas sometidas a estrés hídrico, principalmente durante las etapas finales del crecimiento de la vid pareciera también tener un control genético (Gómez del Campo, 2002).

En general, la tasa de formación de nuevas ramas en plantas de vid es reducida por el estrés hídrico, lo cual ocasiona disminución del área foliar (Lebon et al., 2006, Zsófi et al., 2011). Fernandes de Oliveira et al. (2013) observaron que el área foliar total de las plantas de vid cv. Cannonau alcanzó un máximo de 4,10 m² en las plantas con riego completo, mientras que con

la estrategia PRD y con riego deficitario (50%) esta variable mostró valores de 3,4 y 3,0 m², respectivamente, lo cual representó una disminución de 18,1 y 26,8 %. De manera similar, Poni et al. (2009) demostraron que el estrés hídrico tuvo un impacto en el área foliar total en plantas de ‘Lambrusco a foglia frastagliata’ puesto que plantas con déficit de agua mostraron disminución de la lámina foliar al ser comparadas con plantas bien regadas. Similarmente, en el cultivar Syrah, tanto la tasa de emergencia foliar, el área foliar final y longitud del entrenudo de las ramas laterales de primer orden fueron sólo afectados por el estrés hídrico severo, mientras que estas mismas variables en ramas laterales de segundo orden fueron afectadas incluso a menores niveles de estrés (Pellegrino et al., 2005).

Resultados obtenidos por Antolín et al. (2006) demostraron que los riegos con PRD y riego deficitario produjeron reducción del brote, biomasa seca y área foliar por encima del 50%. Probablemente esta reducción sea una respuesta parcial al fraccionamiento del agua aplicada como riego en el PRD (Gu et al., 2004) unido a la actividad hormonal (Stoll et al., 2000).

Con relación a la masa seca de raíz fue detectado efecto del cultivar pero no del régimen de riego (Tabla 8). Similar a lo observado en el comportamiento del desarrollo de la parte aérea, la masa seca de raíz fue significativamente mayor en plantas CN con valores que oscilaron entre 29,08 y 46,13 g.planta⁻¹ cuando las plantas fueron sometidas a -0,23 y -0,02 MPa, con un promedio de 40,13 g. planta⁻¹, mientras que en T/CN y T, la masa seca de raíz mostró valores promedios de 18,84 y 18,71 g. planta⁻¹, sin diferencias significativas entre ellas. De manera similar, Kaiser et al. (2004) tampoco detectaron efecto del estrés hídrico en cultivares de vid argentinos y europeos. Estos autores sugieren que esto podría ser consecuencia del limitado volumen de suelo determinado por los pots donde las plantas crecieron.

Pire et al. (2007) observaron que las plantas de Criolla Negra (CN), Chenin Blanc (Ch), Syrah (Sy), Ch/CN y Sy/CN tendieron a presentar menor masa seca de raíz a medida que el déficit hídrico fue aumentando; sin embargo, la relación masa seca de raíz/parte aérea aumentó con el déficit hídrico, principalmente en plantas sometidas al máximo valor de -0,20 MPa. Por otra parte, dos Santos et al. (2007) no observaron diferencias en la masa seca de raíz en plantas regadas con 100 y 50 % del requerimiento hídrico, mientras que esta variable fue significativamente mayor en plantas regadas con PRD, principalmente a mayor profundidad de suelo. En general, el déficit hídrico provocó una marcada disminución del área foliar y una ligera disminución en la masa de raíces, principalmente relacionado con el material vegetal, lo

cual consecuentemente se evidenció en el aumento en la relación raíz/copa en todos los materiales de vid evaluados.

Tabla 8. Masa seca (g. planta⁻¹) de la raíz de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal. CN: Criolla Negra, T: Tempranillo y T/CN: T injertado sobre CN.

Riego	Material Vegetal			Media
	T/CN	CN	T	
1	26,08	46,13	16,15	29,46 a
2	18,6	44,33	12,93	25,29 a
3	16,35	44,80	18,68	26,61 a
4	13,72	29,08	24,20	22,33 a
5	19,43	36,32	21,60	25,78 a
Media	18,84 b	40,13 a	18,71 b	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$).

Cuando las plantas fueron sometidas a déficit hídrico, la relación raíz/parte aérea se incrementó aproximadamente 50 % y este incremento se debió a que, de acuerdo con los resultados, el déficit hídrico afectó menos el desarrollo de las raíces que el de la parte aérea (Tabla 9). Sin embargo, no se detectaron efectos del material vegetal.

Tabla 9. Relación entre la masa de la raíz y la parte aérea de viñas de tres meses de edad en función del riego y el material vegetal

Riego	Material Vegetal			Media
	T/CN	CN	T	
1	0,47	0,44	0,39	0,43 b
2	0,64	0,68	0,58	0,63 ab
3	0,77	0,69	0,72	0,73 ab
4	0,56	0,46	1,02	0,68 ab
5	0,77	0,69	1,14	0,87 a
Media	0,64 a	0,59 a	0,77 a	

Valores en las columnas y en las filas seguidas por una misma letra no son significativamente diferentes (Tukey $P \leq 0,05$)

En conclusión, tanto las variables fisiológicas y de crecimiento vegetativo evidenciaron que, en general, los materiales de vid evaluados muestran características que les permite adaptarse a las condiciones de sequía, principalmente en Criolla Negra. En particular, la determinación del efecto del estrés hídrico sobre el papel del ABA y la prolina sobre el comportamiento de apertura y cierre estomático, así como sobre el desarrollo de raíces y área foliar resulta de utilidad para evaluar la adaptabilidad de diferentes genotipos a las condiciones tropicales de manera de hacer más eficiente su producción en el país.

Ensayo de campo

Humedad del suelo

Para estimar los menores valores de potencial hídrico alcanzados en el suelo, se recurrió a la curva de retención de humedad del suelo obtenida en investigaciones previas (Pire y Tortolero, 1993), la cual describe la asociación entre los contenidos porcentuales de agua y la tensión a la que el líquido está retenido (Figura 10). La curva muestra una retención de humedad superior al 25 % a capacidad de campo (0,03 MPa en muestras disturbadas) y cercana al 11 % en el punto de marchitez permanente (1,5 MPa de tensión).

La ecuación regresora de esta curva permitió convertir a valores de potencial mátrico (Ψ) los diferentes contenidos de humedad medidos en el suelo durante el transcurso del ensayo.

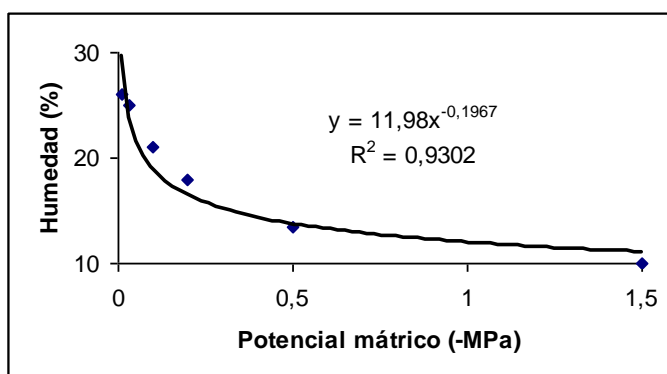


Figura 10. Curva de retención de humedad del suelo del ensayo en el que se estudió el efecto del riego sobre la vid ‘Tempranillo’

Los contenidos de humedad del suelo, medidos en el tiempo y el espacio (diferentes fechas y diferentes profundidades), fueron obtenidos mediante el uso de una sonda de neutrones. Dado que la esfera de exploración de este equipo tiene un radio promedio de unos 25 cm, las lecturas fueron tomadas a partir de 30 cm con intervalos de 30 cm lo cual permitió explorar la totalidad del perfil del suelo hasta aproximadamente 140-150 cm, con excepción del estrato superficial que se quedó fuera del alcance de las partículas radioactivas por motivos de seguridad. Los contenidos de humedad obtenidos vienen representados como porcentajes volumétricos, ya corregidos según la ecuación de calibración de la sonda mostrada en la Figura 11.

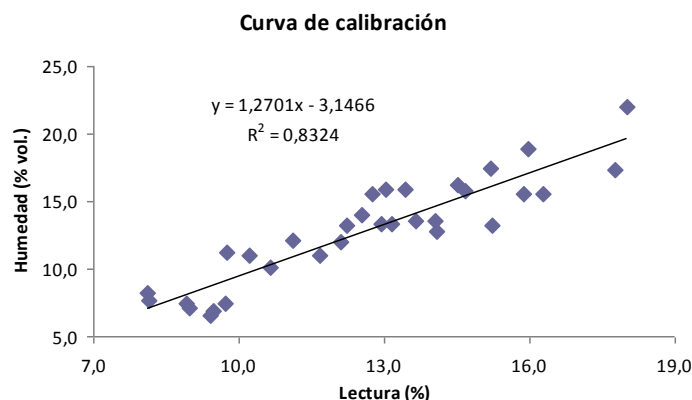


Figura 11. Curva de calibración que permitió convertir las lecturas directas de la sonda de neutrones en porcentajes reales de la humedad del suelo.

La evolución de la humedad del suelo con el tiempo en cada uno de los tratamientos de PRD tuvo una tendencia muy constante cuando se consideró el promedio correspondiente a la profundidad total del suelo (Figura 12). Sin embargo, se observaron algunas variaciones cuando se hizo la comparación entre los ciclos de cultivo.

En todos los ciclos se observa que los valores decrecieron en la medida que el tratamiento de riego involucró menor aplicación de agua. Particularmente, el PDR-33 se diferenció notoriamente de los otros dos tratamientos (PRD-100 y PRD-67), excepto en el cuarto ciclo en el que las líneas se aproximan bastante una a otras, aunque el PRD-100 mantuvo los mayores valores.

Es importante señalar que en los períodos de reposo de la vid entre un ciclo de crecimiento y el siguiente ocurrieron lluvias moderadas que permitían restituir la humedad del suelo en el área del ensayo. En virtud de ello y con la intención de propiciar una mejor diferenciación entre los niveles de riego del PRD, al finalizar el tercer ciclo se colocó una cubierta plástica en los callejones entre las hileras de plantación para evitar que el agua de lluvia se infiltrara en el suelo. Como resultado se obtuvo que los contenidos de humedad promedio en el cuarto ciclo fueron considerablemente menores que en los otros tres ciclos de experimentación (Figura 12).

En los tratamientos que aportaron similares volúmenes de riego (TA, TB y PRD-100), la evolución de los contenidos de humedad fue muy parecida entre ellos (Figura 13).

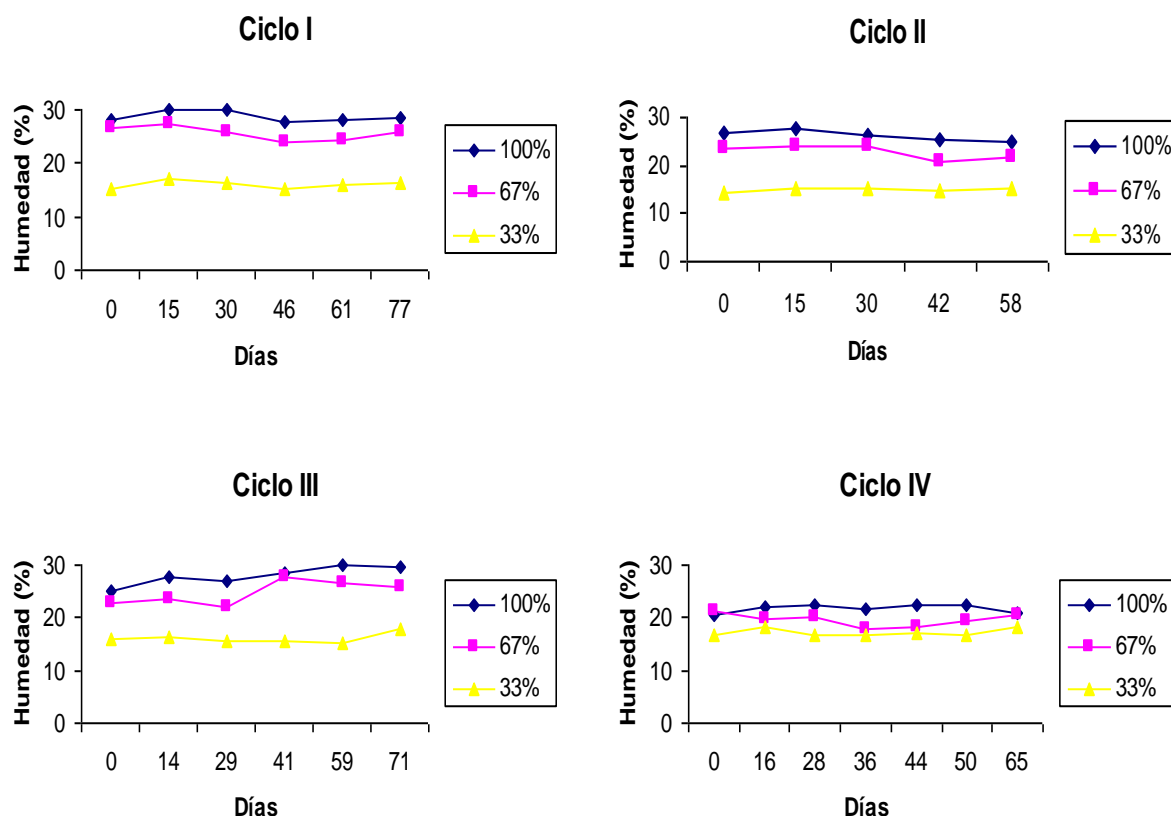


Figura 12. Evolución del contenido de agua del suelo en todo el perfil del suelo (promedio de cuatro profundidades) en los tratamientos de riego PRD en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’.

Con la intención de conocer los niveles mínimos de potencial mátrico alcanzado por el agua del suelo, se realizó una inspección de los contenidos de humedad en cada uno de los tubos de acceso ubicados en las inmediaciones de los emisores de riego del sistema PRD. Esto permitió crear la Tabla 10 en donde se muestran los menores contenidos de humedad alcanzados en cada ciclo por tratamiento y profundidad. Luego, haciendo uso de la curva de retención de humedad del suelo se obtuvieron los potenciales correspondientes (Tabla 10). Se observa que sólo en el tratamiento de PRD-33 se alcanzaron potenciales de humedad del suelo notoriamente bajos (de hasta $-0,96$ MPa) en la zona de las raíces que se hallaban transitoriamente sin riego, excepto en el ciclo IV en el que se observaron potenciales un poco más altos pero siempre inferiores a $-0,3$ MPa.

El tratamiento PRD-100 mantuvo niveles altos de agua en el suelo y en pocas oportunidades el potencial de humedad cayó por debajo de $-0,1$ MPa. El tratamiento PRD-67 también

mantuvo niveles relativamente altos de humedad y en sólo una ocasión el potencial llegó a menos de -0,2 MPa.

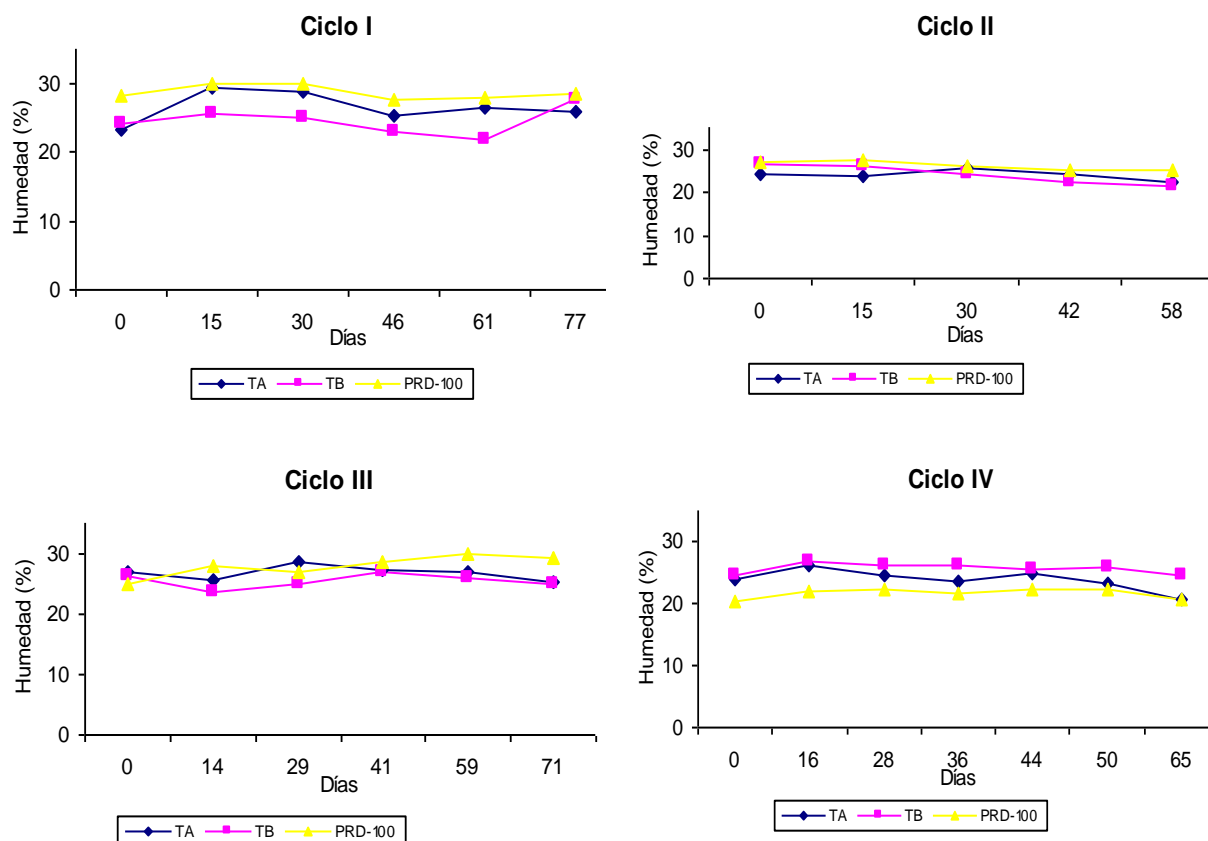


Figura 13. Evolución del contenido de agua del suelo en todo el perfil del suelo (promedio de cuatro profundidades) en los tratamientos que recibieron igual cantidad de agua en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’.

A diferencia de los resultados de Intrigliolo y Castel (2009), quienes no encontraron diferencias entre regar un solo lado o ambos lados de la planta con volúmenes similares de agua, en nuestra investigación se destacó positivamente el testigo B (riego a ambos lados) en la mayoría de las variables evaluadas, tanto de naturaleza fisiológica como de rendimiento y calidad de la uva. Es posible que la naturaleza pesada de los suelos de aquellos autores haya permitido el movimiento lateral del agua con lo que se habría logrado una mejor distribución del líquido en el perfil del suelo y favorecido de esa manera el riego por un solo lado de la planta.

Tabla 10. Contenido promedio de humedad del suelo y potencial mátrico a diferentes profundidades en el lado “seco” de la planta medido inmediatamente antes de realizar el cambio de riego en los tratamientos de PRD en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’

Trat.	Prof. (cm)	CICLOS							
		I		II		III		IV	
		H (%)	Ψ (-MPa)	H (%)	Ψ (-MPa)	H (%)	Ψ (-MPa)	H (%)	Ψ (-MPa)
PRD-100	30	20,04	0,07	20,75	0,06	22,89	0,04	20,87	0,06
	60	21,94	0,05	18,08	0,12	21,15	0,06	18,09	0,12
	90	21,7	0,05	21,92	0,05	19,45	0,09	20,75	0,06
	120	22,67	0,04	22,09	0,04	21,99	0,05	17,24	0,16
PRD-67	30	17,09	0,16	18,49	0,11	17,65	0,14	18,33	0,12
	60	19,65	0,08	16,52	0,20	20,78	0,06	18,09	0,12
	90	19,58	0,08	20,59	0,06	20,14	0,07	17,12	0,16
	120	20,28	0,07	21,47	0,05	20,18	0,07	16,31	0,21
PRD-33	30	12,86	0,70	13,39	0,57	12,86	0,70	15,07	0,31
	60	12,93	0,68	14,38	0,40	12,17	0,92	14,90	0,33
	90	13,46	0,55	12,13	0,94	12,08	0,96	14,34	0,40
	120	14,91	0,33	12,37	0,85	12,37	0,85	13,50	0,54

* Los valores representan el promedio de todas las lecturas realizadas durante el ciclo

Cuando se consideró el contenido promedio de humedad que existió en el suelo durante el transcurso del ensayo en función de la profundidad y los tratamientos de PRD se observó que la humedad se correspondió estrechamente con los niveles de riego aplicados (Figura 14). De igual forma, en los tres primeros ciclos que en los PRD-100 y PRD-67 hubo la tendencia a acumular agua en los estratos inferiores del suelo como una probable consecuencia de que estos tratamientos recibieron altos volúmenes de agua de riego que no fue totalmente absorbida por las raíces. Esta tendencia no fue observada en el tratamiento que recibió el menor volumen de riego (PRD-33) y el mismo mantuvo un contenido de humedad muy constante en todas las profundidades estudiadas.

En el ciclo IV, el cual como ya se señaló, no recibió aportes del agua de lluvia, pareció existir una ligera tendencia a la inversa, con menores contenidos de humedad en los estratos

inferiores del suelo tal vez sugiriendo que las raíces estaban absorbiendo agua a esas profundidades.

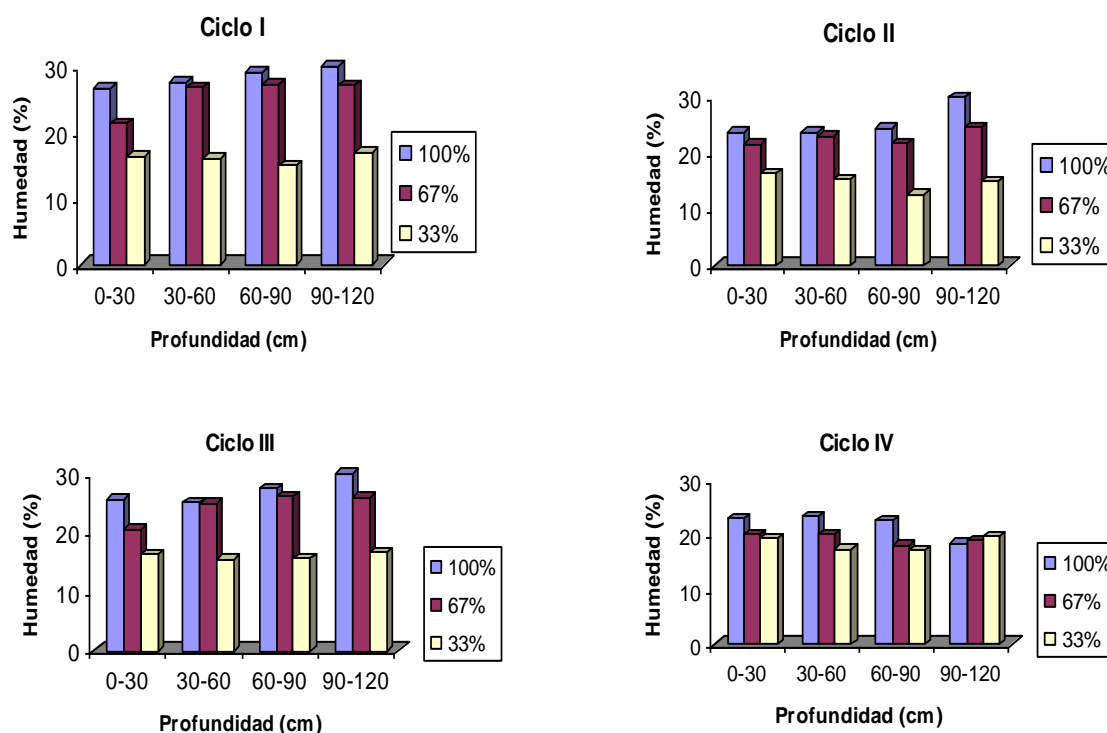


Figura 14. Contenido de agua a diferentes profundidades en todo el perfil del suelo (promedio de diferentes mediciones en el tiempo) en los tratamientos de riego PRD en los cuatro ciclos evaluados de la vid ‘Tempranillo’

Variables fisiológicas

Potencial hídrico foliar (PHF) y conductancia estomática (CE)

Se observó que los valores de PHF fueron disminuyendo paulatinamente a medida que los tratamientos de PRD imponían mayor déficit hídrico ($P \leq 0,05$) (Tabla 11). Estas diferencias fueron más notorias en los ciclos III y IV en los cuales el PHF alcanzó valores inferiores a -1,4 MPa; particularmente, en el tratamiento con menor cantidad de agua (PRD-33) el PHF llegó a ser 29,1 % menor que en el tratamiento más húmedo (PRD-100). Por otra parte, se observó que en los tratamientos correspondientes al testigo A, testigo B y PRD-100, donde las plantas recibieron la misma cantidad de agua, el PHF siempre fue ligeramente mayor en el

testigo B en el cual el riego era suministrado mediante emisores ubicados a ambos lados de la vid. Este menor nivel de estrés como respuesta a la forma de aplicación del riego pudiera atribuirse a una mejor distribución de agua en el perfil del suelo y mejor aprovechamiento por las raíces de las plantas.

Tabla 11. Potencial hídrico foliar (PHF) y conductividad estomática (CE) en hojas de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo.

Variable	Ciclo	Tratamientos de riego				
		Testigo A	Testigo B	PRD-100%	PRD-67%	PRD-33%
PHF (-MPa)	I	1,06 a	0,96 a	0,96 a	1,10 a	1,14 a
	II	1,01 b	0,85 a	0,91 a	1,03 b	1,13 c
	III	1,05 a	0,98 a	1,10 a	1,26 b	1,42 c
	IV	0,85 a	0,83 a	0,90 a	1,26 b	1,40 c
CE (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	I	280,0 a	398,6 a	324,3 a	237,1 a	221,4 a
	II	142,9 ab	159,8 a	149,1 ab	116,9 bc	94,6 c
	III	133,6 bc	193,6 a	169,3 ab	129,8 c	104,4 c
	IV	178,5 ab	204,1 a	206,7 a	141,5 bc	126,7 c

Valores en una fila seguidos de la misma letra no mostraron diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($P \leq 0,05$). TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc

De manera similar, se observó que de forma concomitante, la CE fue disminuyendo a medida que fue incrementando el estrés hídrico en plantas sometidas a PRD, siendo menor en plantas sometidas a PRD-33, lo cual fue más evidente a partir del ciclo II y hasta el ciclo IV, cuando la disminución estuvo entre 31,5 y 38,7 % con relación al PRD-100 (Tabla 11). En los tratamientos que incluyeron el 100 % del requerimiento hídrico de la planta, se notó un comportamiento similar al PHF, ya que la mayor CE fue detectada en el testigo B en el que las plantas eran regadas en ambos lados, lo que sugiere que esta forma de riego representó una mejora para las relaciones hídricas de la vid al compararlo con el PRD-100 y el testigo A. Esta tendencia se mantuvo incluso durante el ciclo I en el cual no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos ($P > 0,05$). De Souza et al. (2005), al estudiar los cultivares Moscatel y Castelão, encontraron que el PHF mostró valores cercanos a

-1,4 MPa en plantas sometidas a riegos correspondientes al 50 % de la ETc bajo sistemas PRD y riego deficitario, mientras que plantas sin riego (secano) mostraron diferencias más marcadas con valores de hasta -1,8 MPa al final del cultivo. Las plantas bien regadas mostraron valores de PHF más constantes (alrededor de -1,2 MPa) en ambos cultivares a lo largo del período de estudio. De igual forma, aunque Centeno et al. (2010) observaron disminución en el PHF entre plantas de Tempranillo regadas con 45 y 30 % del requerimiento según la ETc, esta disminución no fue tan evidente como en plantas no regadas donde se observaron valores de hasta -1,98 MPa, lo que representó un descenso de 1,4 - 1,5 veces con respecto a los otros tratamientos. Por su parte, Du et al. (2008) hallaron que las plantas del cultivar Rizamat sometidas a riego convencional en ambos lados de la raíz, riego por goteo alternado con la mitad del requerimiento de agua a ambos lados de la raíz de manera alternada y riego fijo por goteo sólo a un lado de la raíz con la mitad del requerimiento hídrico no mostraron variación significativa en el PHF entre las 7:00 y 14:00 h; sin embargo, las plantas sometidas al goteo alternado redujeron el PHF entre la 14:00 y las 19:00, por lo cual los autores señalan que estas plantas podrían experimentar un ligero déficit hídrico en las horas de la tarde o de mayor demanda hídrica.

Por otra parte, Yuste y Vicente (2014) observaron que la conductancia estomática en plantas de vid cv. Verdejo sin riego varió desde 11 hasta 45 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que en plantas regadas estos valores oscilaron entre 46 y 208 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (riego con el 25% de la ETc), y entre 67 y 321 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (50 % del ETc). De acuerdo con Centeno et al. (2010), las diferencias en la CE entre tratamientos con riego (45 y 30 % de la ETc) y sin riego comenzaron a aparecer cuatro semanas después de iniciado el ensayo en plantas de Tempranillo, las cuales mostraron valores de CE cercanos a 150 y 100 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente; en las plantas sin riego (secano) la conductancia estomática fue reducida severamente ($< 50 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). En otra investigación, la condición hídrica de los cultivares Moscatel y Castelão regados bajo sistema PRD fue más próxima a los valores de plantas bien regadas que a los de plantas con riego deficitario, aunque éstas habían recibido la misma cantidad de agua que las plantas bajo PRD (de Souza et al., 2005). Estos resultados soportan la teoría de que posiblemente el control del estado hídrico de la planta, usando la técnica del PRD, está gobernado por una señal química que va desde las raíces hasta los brotes, conllevando al cierre parcial de los estomas y por lo tanto a la conservación del agua (Loveys et al., 2000; Stoll et al., 2000).

Tanto el potencial hídrico foliar como la conductancia estomática han demostrado ser buenos estimadores del estado hídrico en plantas de vid (Yuste y Vicente, 2014); sin embargo, ambas variables dependen de la sensibilidad de los estomas al déficit de presión de vapor el cual es afectado por factores tales como duración del déficit, temperatura y la demanda atmosférica (Maroco et al., 1997).

El déficit de agua en el suelo provoca una serie de limitaciones que conllevan por un lado a reducir el crecimiento vegetativo, el potencial hídrico foliar y la conductancia estomática, por lo que la disponibilidad de agua y el contenido hídrico en la planta de vid deben ser evaluados de manera simultánea de modo de garantizar un adecuado manejo del riego y así evitar el déficit hídrico. En tal sentido, se ha postulado con el uso de PRD, el estrés hídrico inducido en las raíces expuestas al lado seco promueve la producción de ácido abscísico, el cual provoca la reducción tanto de la conductancia estomática como del crecimiento vegetativo (de Souza et al., 2005), sin reducción significativa del rendimiento y tamaño de bayas (Loveys et al., 2000).

Prolina y ácido abscísico (ABA)

El contenido de prolina en hojas mostró una tendencia a incrementar en plantas sometidas a riego con PRD-33 cuando se comparó con plantas regadas con PRD-100 y PRD-67 (Figura 15). Estas variaciones fueron más notorias entre las plantas testigo que recibieron el 100 % de su requerimiento, observándose el más bajo contenido de prolina en el testigo B ($3,92 \text{ mmol.g}^{-1}$); en el testigo A y PRD-100 la tendencia fue a presentar mayores valores, lo que sugiere que las plantas del testigo B no habrían experimentado déficit hídrico. En estos tres tratamientos se aportó el 100 % de la ET_c , ya fuese mediante un emisor de riego o gotero a un solo lado de la planta (testigo A), a ambos lados de ella (testigo B), o a ambos lados en forma alternativa (PRD-100). Puesto que las diferencias en el contenido de prolina fueron observadas en las plantas que recibieron el mismo volumen de agua pero dispensadas de manera diferente, estas respuestas no parecen atribuirse al volumen de agua aplicado sino a la forma cómo ésta fue aportada. Basándose en el hecho que la prolina es producida en respuesta al estrés hídrico en plantas de vid (Schaller, 2005), la cual puede contribuir al mantenimiento del balance hídrico y reducir el daño a la membrana (Pereyra y Quiriban, 2014), es posible inferir que probablemente la aplicación del riego en un solo lado de la raíz pudiera inducir un ligero estrés hídrico que se traduciría en un incremento en el contenido de prolina. Como ya

se señaló, las raíces expuestas al suelo seco en un sistema de riego PRD podrían producir señales

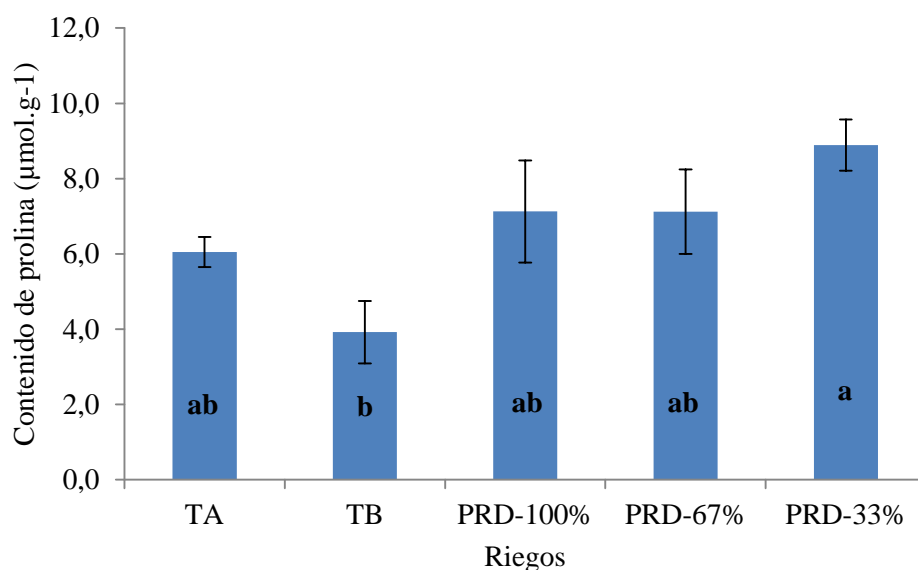


Figura 15. Contenido de prolina en hojas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de humedad del suelo. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc (Tukey, $P \leq 0,05$)

químicas que son transmitidas hasta los brotes donde inducen cierre estomático con lo que logran restringir el uso del agua (Dodd, 2011). Asimismo, algunas experiencias muestran que los cultivos regados con sistema PRD presentan mayor producción comparados con plantas con riego deficitario en los que se ha usado la misma cantidad de agua (Sepaskhah y Ahmadi, 2010).

Jogaiah et al. (2014) encontraron que la acumulación de prolina en diferentes portainjertos de *Vitis* varió entre 7 y 34 veces más por efecto del estrés hídrico y esta acumulación se hacía mayor a medida que avanzó el ciclo del cultivo. De manera similar, la acumulación de prolina por efecto del estrés hídrico ha sido documentado en otras especies de plantas tales como *Ziziphus mauritiana* (Kala et al., 2011), *Solanum lycopersicum* y *S. melongena* (Sarker et al., 2004). Sin embargo, aún no se ha demostrado claramente el papel que cumple su acumulación así como su importancia fisiológica en respuesta al factor de estrés (Ozden et al., 2009). En

general, las plantas sometidas a algún tipo de estrés acumulan prolina y otros aminoácidos, los cuales pueden actuar en la osmorregulación, regulación de transporte de iones, modulación de la apertura estomática e incluso en la detoxificación de metales pesados (Rai, 2002). Las células pueden mantener la turgencia incluso bajo condiciones de bajo potencial hídrico debido a la acumulación de sustancias orgánicas tales como azúcares y aminoácidos, principalmente prolina y glicinobetaina, las cuales pueden ser producidas como una respuesta directa a condiciones de estrés (Wilson y Witcombe, 2012). Morgan y Condon (1986) demostraron que el incremento en la concentración de estas sustancias permite que los tejidos mantengan la turgencia aun bajo condiciones de muy bajo potencial hídrico mediante la disminución de su potencial osmótico.

El contenido de ABA en la planta fue influenciado por el riego y la concentración de la hormona se incrementó en la medida que aumentó el déficit hídrico (Figura 16). En hojas provenientes de las plantas regadas con el 100 % del requerimiento de agua (Testigo A), el contenido de ABA fue de $354,6 \text{ ng.g}^{-1}$ y no mostró diferencias con respecto al PRD-100, mientras que cuando las plantas fueron sometidas a condiciones de déficit hídrico (PRD-33) se observó un incremento de 2,5 veces con relación al testigo A y 1,9 veces con respecto al PRD-100. En un estudio de Speirs et al. (2013) con plantas de ‘Cabernet Sauvignon’ regadas con suficiente agua, se encontró que las concentraciones de ABA no cambiaron significativamente a lo largo de la estación de crecimiento del cultivo, mientras que sí hubo incrementos importantes en plantas regadas con el 65 y 25 % de sus requerimientos de ETc. En otras investigaciones también se encontró que las condiciones de estrés hídrico pueden provocar el incremento en la concentración de ABA en plantas de *V. vinifera* de los cultivares Nebbiolo (Perrone et al., 2012) Sabatiano y Mavrodafni (Beis et al., 2009).

Dodd (2007) observó que las plantas regadas bajo sistema PRD mostraron diferencias en el contenido de ABA cuando fueron comparadas con plantas regadas con déficit hídrico, y la dirección del cambio dependía de la disponibilidad total de agua en el suelo.

Algo que podría limitar la producción de ABA es mencionado en un trabajo de (Düring y Dry, 1995). Considerando que bajo condiciones de estrés hídrico las señales químicas (tales como el ABA) son sintetizadas en las raíces y transportadas vía xilema hasta las hojas (Loveys y Düring, 1984), podría inferirse que como resultado de la acumulación del soluto y

consecuente osmorregulación, las raíces pueden reducir la sensibilidad como receptores y en consecuencia se podría dificultar la producción de nuevas señales químicas.

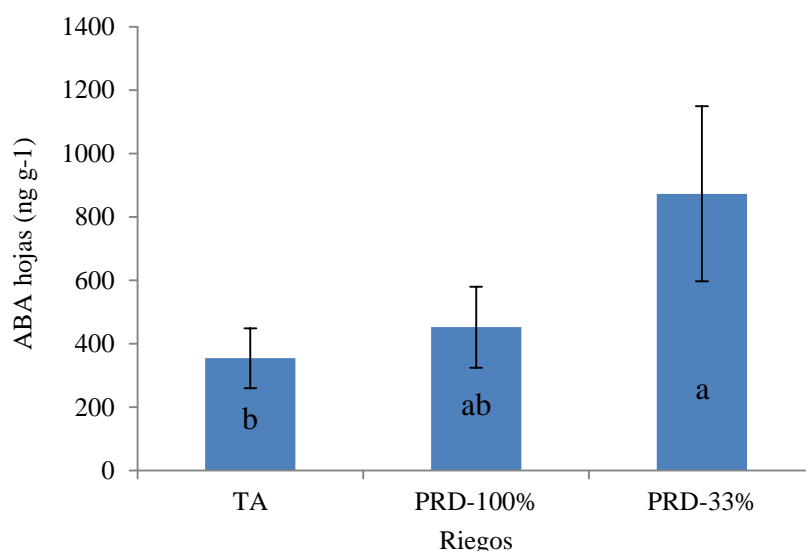


Figura 16. Concentración de ABA en hojas de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100 o 33 % de la ETc (Tukey, $P \leq 0,05$)

Crecimiento vegetativo

Tanto la longitud de la rama como el área foliar y la biomasa seca disminuyeron consistentemente en la medida que aumentó el estrés hídrico en plantas bajo riego PRD (Tabla 12). La reducción en la longitud de rama en plantas sometidas a PRD-33% varió entre 1,2 y 1,5 veces con relación a las plantas regadas con PRD-100%. Adicionalmente cuando se compararon las plantas que recibieron el 100% de su requerimiento de riego, se observó que la longitud de la rama en plantas del testigo B fue entre 1,1 y 1,34 veces mayor que en plantas del testigo A, con diferencias estadísticas ($P \leq 0,05$) en dos de los cuatro ciclos evaluados, pero sin diferencias al comparar con el tratamiento PRD-100. Por su parte, el área foliar fue menor en plantas regadas con PRD-67 y PRD-33%, con una reducción de hasta 19,3 y 25,2 %, respectivamente, con relación a las plantas regadas del PRD-100. Asimismo, hubo pocas diferencias entre las plantas que recibieron la totalidad del requerimiento de riego, aunque las plantas del testigo B mostraron consistentemente los promedios más altos de área foliar en todos los ciclos evaluados. Cuando el área foliar fue medida en la época del cuajado de los

Tabla 12. Parámetros vegetativos en plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo

Variable	Ciclo	Tratamientos de riego				
		Testigo A	Testigo B	PRD-100%	PRD-67%	PRD-33%
Longitud de rama (cm)	I	235,23 a	240,38 a	236,34 a	235,73 a	189,30 b
	II	220,52 bc	257,15 a	235,90 ab	228,79 abc	200,79 c
	III	220,37 b	297,16 a	282,93 a	213,86 bc	188,01 c
	IV	287,27 ab	302,54 a	298,84 a	240,79 bc	223,72 c
Área foliar cuajado (m ² .planta ⁻¹)	I	6,79 a	6,64 a	6,34 a	5,94 a	5,87 a
	II	10,73 b	15,55 a	13,11 ab	10,58 b	9,94 b
	III	15,36 ab	18,10 a	14,27 ab	14,90 ab	12,63 b
	IV	11,77 ab	13,97 a	13,19 ab	11,07 ab	9,86 b
Área foliar envero (m ² .planta ⁻¹)	I	11,82 a	13,47 a	12,50 a	11,72 a	11,19 a
	II	18,65 a	20,92 a	18,74 a	17,16 a	14,38 a
	III	15,59 a	16,66 a	16,20 a	15,54 a	13,45 b
	IV	17,09 a	18,91 a	18,67 a	14,76 b	14,22 b
Masa seca (kg.planta ⁻¹)	I	1,71 a	1,79 a	1,60 a	1,46 a	1,45 a
	II	1,18 ab	1,47 a	1,26 ab	0,96 ab	0,93 b
	III	0,70 b	1,29 a	0,88 ab	0,50 b	0,44 b
	IV	1,22 ab	1,67 a	1,25 ab	0,84 bc	0,52 c

Valores en una fila seguidos de la misma letra no mostraron diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($P \leq 0,05$). TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc

frutos se observó que las diferencias entre tratamientos fueron más evidente que cuando esta variable fue medida en la fase de envero de los frutos, tal vez reflejando el hecho de que la medición perdió precisión a medida que aumentaba el área foliar con la edad de la planta.

En cualquier caso, la reducción del área foliar por efecto del déficit hídrico puede traer consigo efectos colaterales como son la disminución de la capacidad fotosintética y posibles daños por exceso de radiación sobre el racimo (Moulia et al., 1999; Weeks et al., 1984).

La biomasa seca de la planta también mostró los menores valores en los tratamientos de riego PRD que suministraban sólo una fracción del requerimiento hídrico (Tabla 12). En todos los ciclos se mantuvo la tendencia a disminuir a medida que aumentaba el déficit de agua, con diferencias significativas ($P \leq 0,05$) en el cuarto ciclo del ensayo. Entre las plantas que recibieron similar cantidad de riego, el TB mantuvo consistentemente los promedios más altos de biomasa seca, aunque sólo superó al TA en uno de los ciclos del ensayo.

Existe suficiente evidencia de que el crecimiento vegetativo ha sido favorecido por el riego en diferentes cultivares de vid, tales como Tempranillo (Intrigliolo y Castel, 2009 a,b), Moscatel (dos Santos et al., 2007) y Sangiovese (Poni et al., 2007). Resultados similares, en relación al área foliar y biomasa seca, fueron encontrados por Intrigliolo y Castel (2009a) al comparar plantas de Tempranillo regadas y no regadas. Estos autores encontraron que el área foliar sólo fue incrementada en las plantas regadas con PRD-100% en comparación con las regadas con PRD-50%, mientras que la masa seca sí mostró un incremento significativo en ambos tratamientos con respecto a las plantas no regadas. Basados en datos promedio correspondientes a cinco años de estudio, Intrigliolo y Castel (2009b) notaron que el riego incrementó la masa seca y área foliar en plantas de Tempranillo regadas con el 100% de su requerimiento en comparación con plantas bajo secano, lo cual podría semejarse a lo observado entre las plantas del PRD-100 y las parcialmente regadas en nuestro ensayo. Fernandes de Oliveira et al. (2013) observaron que el área foliar total en plantas del cultivar Cannonau no mostró diferencias entre plantas bien regadas y plantas regadas con PRD-50 %, mientras que con riego deficitario las plantas mostraron una disminución significativa del área foliar.

Con relación a la masa seca, las plantas regadas tuvieron mayores valores que las plantas regadas con PRD-50 % y riego deficitario, sin diferencias entre estos últimos. Así mismo, los estudios de Romero et al. (2012) con el cultivar Monastrell mostraron que las plantas regadas con PRD alcanzaron mayor área foliar que las plantas regadas con riego deficitario, aun con el mismo volumen de agua, sugiriendo que la planta aprovecha de manera más eficiente el agua cuando se usa PRD.

Plantas del cultivar Moscatel bien regadas mostraron mayor área foliar en comparación con plantas sometidas a riego deficitario o regadas usando PRD con una fracción de la ETc, y estos dos últimos tratamientos no mostraron diferencias entre ellos (dos Santos et al., 2007). Por otra parte, el área foliar y masa seca en las plantas de cultivar Castelão fueron significativamente mayores en plantas bien regadas en comparación con plantas regadas con riego deficitario o PRD; sin embargo, estos dos últimos no mostraron diferencias en el área foliar, mientras que sí se notó efecto sobre la masa seca, la cual resultó mayor en plantas bajo riego deficitario (dos Santos et al., 2005).

Lo anterior destaca que el crecimiento vegetativo de la vid representado en este caso por la longitud de las ramas, el área foliar y el peso de la biomasa seca es afectado negativamente a medida que se incrementa el déficit de agua en el suelo, respuesta que coincide totalmente con los resultados de nuestro estudio.

Componentes del rendimiento

Los componentes del rendimiento (peso de racimos, peso de bayas y rendimiento) mostraron tendencia a disminuir por efecto del estrés hídrico al que fueron sometidas las plantas, con diferencias estadísticas ($P \leq 0,05$) en varios de los ciclos del ensayo (Tabla 13). En relación al peso de racimos, las plantas regadas con PRD-67 y PRD-33 produjeron racimos de peso hasta 34,7 % y 41,3 % menores, respectivamente, que las plantas regadas con PRD-100. Por su parte, las plantas regadas con la totalidad de su requerimiento hídrico bajo diferentes formas de aplicación del riego, en general, no mostraron diferencias estadísticas entre sí, aunque el testigo B tendió a presentar los mayores promedios durante los cuatro ciclos de evaluación sugiriendo cierta ventaja del riego aplicado a ambos lados de la planta.

Con relación al peso de baya, los máximos valores fueron observados en plantas regadas con PRD-100 en tres de los cuatro ciclos y las cifras tendieron a disminuir a

medida que aumentó el déficit hídrico. Por otra parte, las plantas que recibieron el 100 % de la ETc mostraron pocas diferencias en el peso de baya, y sólo en el ciclo II el testigo B (plantas regadas a ambos lados) superó estadísticamente al testigo A (plantas regadas en un solo lado) en el que se encontró una disminución en el peso de baya del orden del 18,1 %.

Tabla 13. Componentes del rendimiento en plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclos de cultivo

Variable	Ciclo	Tratamientos de riego				
		Testigo A	Testigo B	PRD-100%	PRD-67%	PRD-33%
Peso de racimos (g)	I	155,87 a	158,50 a	156,54 a	143,90 a	140,39 a
	II	158,48 bc	243,35 a	193,85 ab	126,57 c	113,76 c
	III	221,20 ab	223,91a	204,22 ab	154,17 ab	150,73 b
	IV	169,09 ab	196,28 a	183,53 ab	161,26 bc	138,33 c
Peso de baya (g)	I	1,24 a	1,27 a	1,26 a	1,20 a	1,16 a
	II	1,09 b	1,33 a	1,22 ab	1,18 ab	1,06 b
	III	1,31 a	1,39 a	1,40 a	1,40 a	1,30 a
	IV	0,98 a	0,98 a	0,99 a	1,01 a	0,97 a
Rendimiento (kg.planta ⁻¹) ⁽¹⁾	I	1,70 a	1,71 a	1,30 a	1,23 a	1,27 a
	II	1,67 ab	2,40 a	1,64 ab	1,07 b	0,93 b
	III	1,56 abc	2,36 a	1,75 ab	1,17 bc	1,00 c
	IV	1,71 bc	2,46 a	1,94 ab	1,85 abc	1,29 c

Valores en una fila seguidos de la misma letra no mostraron diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($P \leq 0,05$). ⁽¹⁾ Datos transformados mediante raíz cuadrada. TA: testigo que recibe 100% de la ETc, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ETc

Finalmente, dado que tanto el peso de racimo como de la baya fueron afectados en mayor o menor grado por el déficit hídrico, el rendimiento disminuyó de forma concomitante. En todos los ciclos se observó la tendencia de las plantas a reducir su rendimiento en concordancia al nivel de estrés, con diferencias estadísticas ($P \leq 0,05$) en los ciclos III y IV. Allí se obtuvieron rendimientos de 1,75 vs. 1,00 g y de 1,94 vs. 1,29 g al comparar el PRD-100 vs. PRD-33. Por su parte, hubo pocas diferencias entre las plantas que fueron regadas con el 100 % de su requerimiento y sólo se detectó que el tratamiento TB superó al TA en el cuarto ciclo. Sin embargo, de nuevo, el TB mantuvo consistentemente los mayores promedios en todos los ciclos del ensayo.

De la Hera et al. (2007) encontraron que la aplicación del riego PRD al inicio de la estación de crecimiento (desde brotación hasta cosecha) provocó incremento en los componentes del rendimiento en plantas de vid del cultivar Monastrell, principalmente en el peso del racimo, pero no en el número de racimos por planta en comparación con plantas con riego convencional utilizando similares volúmenes de riego, lo cual redundó en un incremento del rendimiento. De la misma manera, Antolín et al. (2006) observaron que plantas de ‘Tempranillo’ bien regadas alcanzaron valores de rendimiento similares al obtenido en plantas con riego PRD-50, mientras que las plantas con riego deficitario controlado mostraron una reducción importante con relación a las plantas bien regadas o con riego PRD. Por otra parte, Stoll (2000) señaló que no existieron diferencias significativas entre el rendimiento en plantas regadas con PRD y plantas regadas a ambos lados de la hilera de plantación.

Romero et al. (2014) señalaron que aunque las estrategias de riego deficitario controlado y PRD redujeron la producción entre un 30 y un 52% en plantas de vid cv. Monastrell comparadas con plantas bien regadas, aquellas con la estrategia PRD alcanzaron bayas de mayor tamaño cuando fueron comparadas con vides bajo riego deficitario controlado.

En el presente estudio, los componentes de rendimiento mostraron importantes variaciones entre los ciclos evaluados; no obstante, los valores observados en plantas sometidas a déficit hídrico demuestran la tendencia que tienen estas variables a disminuir en función a la escasez de agua. Similarmente, Intrigliolo y Castel (2010) observaron variaciones en el rendimiento de la vid y el peso de baya en plantas sometidas a diferentes regímenes de riego en los diferentes ciclos estudiados, lo que sugiere que el efecto del régimen de riego en estos parámetros fue diferente entre temporadas. Así mismo, Bindon et al. (2008) observaron que el riego PRD-50 provocó la reducción en el número de racimos y el rendimiento en comparación con plantas bien regadas sólo en uno de dos ciclos de cultivo.

En general, la aplicación del déficit hídrico durante los estadios iniciales del desarrollo de la baya puede conducir a reducción de su tamaño (Ojeda et al., 2001); sin embargo, cuando el estrés hídrico es impuesto mediante la técnica PRD ha producido resultados variables puesto que algunos estudios han reportado reducción en el tamaño de baya y/o

rendimiento por efecto del PRD (Dry et al., 2000; Dos Santos et al., 2003), mientras que otros no han mostrado cambios en estas variables (Stoll, 2000; Antolín et al., 2006).

Basados en los resultados, aunque la aplicación del riego mediante PRD, aplicando sólo una fracción del agua total requerida para satisfacer las demandas de evapotranspiración, provocó reducción en el crecimiento productivo de la planta de vid, ésta podría ser considerada una alternativa viable para el manejo de vides bajo condiciones del semi-árido como es el caso del estado Lara en Venezuela, donde la disponibilidad de agua es escasa y costosa; sin embargo, es recomendable tomar en cuenta el volumen de agua a aplicar mediante esta técnica para disminuir el posible impacto sobre el rendimiento.

Eficiencia de uso del agua

El volumen de agua transpirada por cada unidad de uva producida decreció a medida que disminuyó el volumen de los riegos aplicados. Es decir, en general, se produjo un aumento significativo de la eficiencia del agua en los tratamientos con riego escaso (Figura 17). En plantas regadas con PRD, la eficiencia de uso disminuyó en 39,1 y 57,5 % en plantas regadas con PRD-67 y PRD-100, respectivamente con relación a las plantas con PRD-33. En el caso de las plantas regadas con el 100 % de su requerimiento hídrico, esta variación fue mucho menor con una tendencia hacia un menor valor en las plantas del testigo B.

De manera similar, de la Hera et al. (2007) señalaron que la técnica PRD evidenció incrementos en los parámetros tanto vegetativos como de producción en plantas del cutlivar Monastrell, lo que resultó en un mayor rendimiento y eficiencia de uso del agua en comparación con las plantas sometidas a riego convencional con similar volumen de agua. Adicionalmente, dos Santos et al. (2003) observaron un incremento en la eficiencia de uso del agua de hasta 80 % en plantas de Moscatel y Castelão regadas con PRD y riego deficitario en relación a las plantas bien regadas, por lo que estos autores concluyeron que ambas estrategias de riego permitía reducir las demandas del cultivo con efectos no significativos sobre el rendimiento.

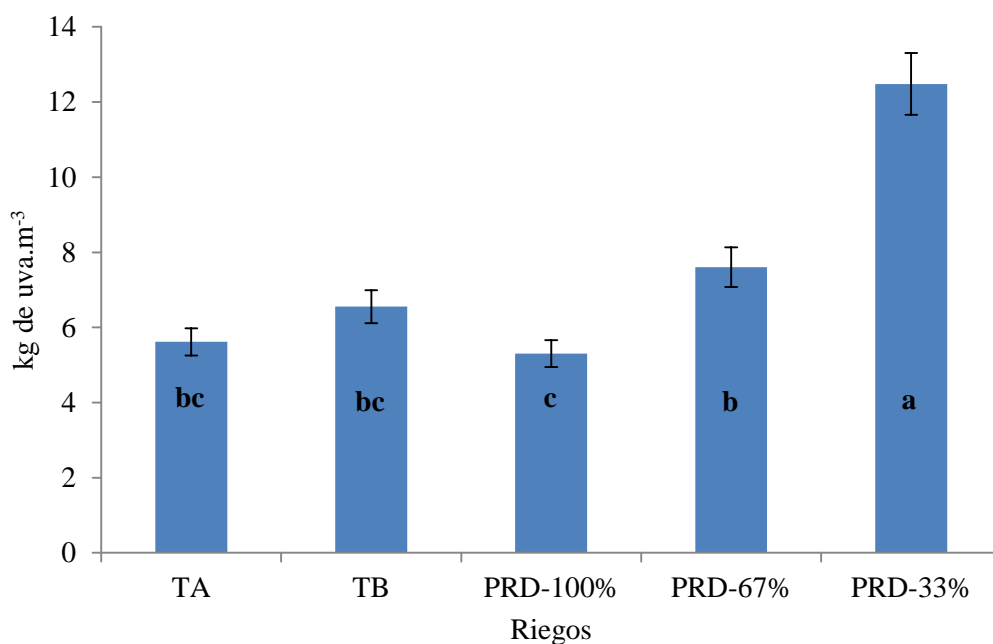


Figura 17. Eficiencia de uso del agua en plantas Tempranillo injertada sobre Criolla Negra sometidas a diferentes estrategias de riego. TA: testigo que recibe 100% de la ET_c, con agua aplicada a un solo lado de la planta, TB: similar al anterior pero con el agua aplicada a ambos lados de la planta; PRD: riego según el método del secado parcial de raíces usando 100, 67 o 33% de la ET_c (Tukey, $P \leq 0,05$)

Desde el punto de vista teórico, la aplicación de la técnica del PRD permite mantener un contenido favorable de agua en las raíces que permanecen en el lado húmedo, mientras que las raíces del lado seco producen señales químicas que son llevadas a las hojas para promover la reducción de la conductancia estomática y/o el crecimiento, incrementando así la eficiencia de uso del agua (Loveys et al., 2000; Stoll et al., 2000; Antolín et al., 2006). Aunque la disminución de la conductancia estomática promovida por el secado parcial de raíces incrementa la eficiencia de uso del agua, esto ocurre asociado con la disminución de la fotosíntesis y potencialmente del rendimiento (Flexas et al., 2010). Otros efectos que resultan de la aplicación de la técnica PRD incluye la disminución en el área foliar de la copa y uso del agua lo que induce un aumento de la eficiencia del uso del agua (Stoll et al., 2000; dos Santos et al., 2003), sugiriendo que existe una mayor capacidad de las raíces para captar agua (Alsina et al., 2011) debido a la estimulación del ABA y a la inducción de nuevas raíces secundarias (Kang y Zhang, 2004). Ocasionalmente, cuando se usó la misma cantidad de agua aplicada como riego, este

incremento en la eficiencia de uso del agua se ha correspondido con un aumento en el rendimiento del cultivo (de la Hera et al., 2007). Sin embargo, de acuerdo con Romero et al. (2012), estos efectos van a depender de múltiples razones que incluyen tipos de suelo, cultivares, portainjertos, condiciones ambientales y experimentales y problemas metodológicos, entre otros.

Variables de calidad

Las mayoría de las variables de calidad (sólidos solubles totales, acidez tartárica, antocianos y polifenoles totales) fueron afectadas por los tratamientos de riego durante los diferentes ciclos evaluados (Tabla 14). El contenido de sólidos solubles totales (SST) en las plantas bajo riego PRD mostró de forma constante una tendencia a aumentar con el incremento del estrés hídrico en todos los ciclos, aunque las diferencias observadas no alcanzaron significancia estadística ($P>0,05$), tal vez atribuido a la alta variabilidad de los muestreos individuales. Dado que la selección de los racimos se hizo de forma aleatorizada y que éstos no maduraron uniformemente en la planta, es posible que las muestras no hayan alcanzado total representatividad. Sin embargo, el hecho de que la tendencia se mantuvo en los cuatro ciclos evaluados permitiría sugerir que los mayores volúmenes de riego indujeron frutos con menor contenido de SST. Entre plantas regadas con el 100 % de la ETc, el testigo B fue el único que se diferenció estadísticamente de los otros dos tratamientos al presentar el menor contenido de SST, aunque sólo en el cuarto ciclo de evaluación. Adicionalmente, se observó que durante el cuarto ciclo el contenido de SST de todos los tratamientos fue considerablemente mayor que en el resto de los ciclos, lo cual se atribuye a que en ese período hubo menor humedad del suelo como consecuencia de la exclusión del agua de lluvia, tal como ya se señaló anteriormente. La acidez también tendió a disminuir con el déficit hídrico (ciclos II y IV), y en las plantas regadas con PRD-33, ésta disminuyó hasta 16,4 % en comparación con las plantas regadas con PRD-100. En general, entre las plantas que recibieron la totalidad de su requerimiento de agua, la acidez tendió a ser mayor en el testigo B, las cuales alcanzaron hasta 13,2 % mayor acidez. Por su parte, el pH mostró poca variación por efecto del riego en plantas del PRD, y aunque entre ciclos se observan diferencias aparentes, en ningún caso existieron diferencias entre los tratamientos. Esta falta de respuesta pudiera estar relacionada con factores de suelo y condiciones ambientales, tal como lo señalan Intrigliolo y Castel (2011).

Tabla 14. Variables de calidad de frutos de plantas de Tempranillo injertadas sobre Criolla Negra sometidas a diferentes regímenes de riego durante cuatro ciclo de cultivo

Variable	Ciclo	Tratamientos de riego				
		Testigo A	Testigo B	PRD-100%	PRD-67%	PRD-33%
SST (° Brix)	I	15,41 b	15,97 b	16,47 ab	17,52 a	17,78 a
	II	17,01 ab	16,75 b	17,15 ab	17,66 ab	18,09 a
	III	16,41 a	15,35 a	16,55 a	16,66 a	16,74 a
	IV	20,22 a	18,71 b	20,35 a	20,67 a	20,76 a
Acidez tartárica (g.L ⁻¹)	I	7,32 ab	7,44 a	6,62 bc	6,54 bc	6,27 c
	II	4,02 ab	4,19 a	3,64 bc	3,98 ab	3,42 c
	III	5,65 a	5,32 a	5,86 a	6,24 a	5,57 a
	IV	4,19 ab	4,77 a	4,14 ab	3,68 b	3,46 b
pH	I	5,37 a	5,14 a	4,56 a	4,95 a	5,09 a
	II	5,19 b	5,31 a	4,63 c	4,59 c	4,52 c
	III	4,24 a	4,26 a	4,16 a	4,18 a	4,16 a
	IV	4,19 a	4,03 ab	4,02 ab	3,91 b	3,98 ab
Antocianos (mg.g ⁻¹)	I	0,77 a	0,72 a	0,84 a	0,88 a	0,91 a
	II	0,85 b	0,75 b	0,83 b	1,10ab	1,28 a
	III	0,85 ab	0,72 b	0,86 ab	1,07 a	0,93 ab
	IV	1,18 ab	1,12 b	1,20 ab	1,27 ab	1,40 a
Polifenoles totales UA.g ⁻¹	I	1,31 ab	1,11 b	1,45 ab	1,36 ab	1,55 a
	II	1,61 a	1,34 a	1,51 a	1,74 a	1,68 a
	III	0,95 a	0,91 a	0,98 a	1,08 a	0,99 a
	IV	1,17 ab	0,89 c	1,09 b	1,11 b	1,29 a

Valores en una fila seguidos de la misma letra no mostraron diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($P \leq 0,05$).

El contenido de antocianos incrementó con el aumento del estrés hídrico en tres de los cuatro ciclos evaluados, alcanzando en plantas regadas con PRD-67 y PRD-33 valores hasta 32,5 y 54,2 % más altos, respectivamente, que cuando fueron regadas con PRD-100. Así también, las plantas que recibieron la totalidad de su requerimiento hídrico también mostraron diferencias en el contenido de antocianos, con los menores valores alcanzados en plantas del testigo B, mientras que en el testigo A y PRD-100 los valores fueron bastante similares entre sí.

Con relación al contenido de polifenoles totales, se observó una tendencia similar, es decir, a incrementar su contenido en plantas sometidas a estrés hídrico, alcanzando valores de 1,8 y 18,3 % mayor en plantas con riegos PRD-67 y PRD-33, respectivamente, cuando fueron comparadas con el riego PRD-100 en el cuarto ciclo del ensayo. Asimismo, existieron diferencias entre plantas que fueron regadas con el total de su necesidad de agua, puesto que aquellas plantas del testigo A y PRD-100 presentaron 31,5 y 22,5 % mayor contenido de polifenoles, respectivamente, que las plantas del testigo B.

Intrigliolo y Castel (2011) encontraron que, en plantas no regadas del cultivar Tempranillo, la acidez y el contenido de antocianinas fueron mayores que en plantas regadas. Sin embargo, Niculcea et al. (2015) encontraron que plantas del mismo cultivar sometidas a riego deficitario sostenido no mostraron cambios en el contenido de sólidos solubles totales, pH del mosto, acidez titulable y contenido de polifenoles; por el contrario, en el cultivar ‘Graciano’, el estrés hídrico produjo disminución de la acidez titulable y reducción de los antocianos, lo cual parece proveer evidencia de que la intensidad de la respuesta al déficit de humedad en algunos parámetros de calidad de la uva es dependiente del cultivar.

El efecto del estrés hídrico sobre la acidez durante el desarrollo de la baya es el resultado conjunto de la reducción en la síntesis del ácido málico o tartárico como resultado de la disminución de las tasas de asimilación (Blouin y Guimberteau, 2000; De Souza et al., 2005a; Salon et al., 2004) y/o al incremento en la tasa de respiración del ácido málico debido a las altas temperaturas de los racimos de plantas estresadas, más expuestas a la radiación solar como resultado de un menor crecimiento vegetativo (De Souza et al., 2005a; Spayd et al., 2002). Sin embargo, en un estudio de Intrigliolo et al. (2012) los valores de pH fueron menores en plantas no irrigadas (aunque éstos no fueron consistentes a lo largo de las estaciones de crecimiento), atribuido a que la concentración del ácido

tartárico fue incrementada a medida que aumentó el déficit hídrico. Indican los autores que, probablemente, el efecto del riego sobre la calidad y acidez del mosto podría variar con las condiciones ambientales y estado de desarrollo del cultivo, es decir, la acidez de las bayas provenientes de plantas sin riego podría haber aumentado debido a condiciones de sequía prolongada junto con altas demandas hídricas del cultivo.

Trabajos previos han mostrado resultados variables con relación al contenido de sólidos solubles y la acidez titulable durante el crecimiento del fruto, observándose que pueden incrementar (Castellarin et al., 2007), disminuir (Petric et al., 2004) o permanecer inalterados (Bucchetti et al., 2011) con el déficit hídrico. Del mismo modo, De la Hera et al. (2007) no observaron efecto del tiempo de aplicación del PRD sobre los parámetros de calidad del mosto (sólidos solubles totales, acidez titulable, pH y el contenido de fenoles totales y antocianos) durante 3 años de estudio.

Resultados más estables han sido observados en otros cultivares de vid. Así, Romero et al. (2014) demostraron que plantas del cultivar Monastrell regadas con PRD-30 acumularon mayor cantidad de solutos totales por baya e incrementó la concentración final de antocianos totales comparado con plantas regadas con riego deficitario controlado usando el mismo volumen de agua. Bucchetti et al. (2011) observaron que el contenido de antocianos incrementó más rápidamente en plantas de vid cv. Merlot sometidas a déficit hídrico que en plantas irrigadas en cada año de estudio. En otros estudios de campo, el contenido de antocianos incrementó significativamente en plantas de Cabernet Sauvignon sometidas a déficit hídrico aplicados en diferentes estados fenológicos del cultivo (Castellarin et al., 2007) o cuando el potencial hídrico de la hoja alcanzó valores tan bajos como -1,52 MPa (Roby et al., 2004).

En nuestro estudio, las variables de calidad tales como SST, acidez, antocianos y polifenoles variaron en mayor o menor grado después de la aplicación del déficit hídrico mediante PRD. En tal sentido, Ferreira et al. (2004) encontraron efectos deseables sobre la acidez titulable, el contenido de fenoles y la concentración de antocianos, por lo que consideraron esta práctica como una estrategia viable para incrementar la calidad del vino (Ferreira et al., 2004).

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES GENERALES

1. En general, la estrategia de riego de PRD aplicando sólo una fracción de la evapotranspiración del cultivo (ET_c) afectó significativamente las variables fisiológicas de la planta con disminución del potencial hídrico foliar y conductancia estomática, e incrementos en los niveles de ABA y prolina de los tres materiales de vid. El aspecto más notorio lo constituyó la mayor eficiencia en el uso del agua lo cual le asigna importancia al PRD en condiciones de escasez y costo elevado del agua de riego. Sin embargo, la aplicación de esta técnica implicaría un costo adicional de instalación en el viñedo dada la necesidad de disponer de válvulas y conexiones adicionales así como duplicar las líneas de riego que conducen el agua hasta los emisores o goteros.
2. El riego de PRD aplicando sólo una fracción de la ET_c ocasionó descensos del crecimiento vegetativo en cuanto a longitud de los brotes, área foliar y acumulación de biomasa seca de los tres materiales de vid. Entre éstos, el portainjerto Criolla Negra se destacó por su mayor crecimiento lo que le confiere características de material vigoroso. Por otra parte, este portainjerto incrementó el número de vasos xilemáticos de la raíz en respuesta al déficit hídrico, y dichos vasos fueron de menor diámetro, lo que se interpreta como una defensa de la planta contra los riesgos del fenómeno de cavitación y su posterior embolia. Sin embargo, cuando estuvo injertado con el cv. Tempranillo no mostró similar respuesta, al menos en el tiempo que duró el ensayo, lo que pudiera atribuirse a una reacción de interacción entre ambos genotipos.
3. El componente del rendimiento del cv. Tempranillo más afectado cuando se empleó PRD con sólo una fracción de la ET_c fue el peso del racimo, y en menor grado el peso de la baya.
4. Con relación a la calidad de la uva, sólo los sólidos solubles totales mostraron permanentemente una tendencia a aumentar ante el riego PRD empleando una fracción de la ETC. Los otros parámetros de calidad no presentaron tendencias

consistentes aunque en varios ciclos hubo disminución de la acidez e incrementos de los antocianos y polifenoles.

5. El sistema de riego mediante PRD aplicando el 100 % de la ETc no mostró diferencias muy notorias cuando se le comparó con el riego convencional utilizando la misma cantidad de agua mediante un gotero por planta. Sin embargo, al utilizar riego convencional con dos goteros por planta se obtuvo mejor respuesta ya que superó a los dos anteriores en diferentes variables vegetativas y reproductivas. El mejor comportamiento de las plantas ante este sistema de riego se atribuye a la mejor distribución del agua en el suelo, y en consecuencia, un mejor aprovechamiento, por el sistema de raíces.
6. Se detectó que en un corto período de tiempo la planta puede elevar considerablemente sus niveles de ABA cuando el potencial de humedad del suelo se acerca a -0,38 MPa indicando que se habría alcanzado un punto adecuado para la emisión de señales desde la raíz hacia la copa en la técnica de riego PRD. Esto puede ser importante para el productor que desee utilizar esta técnica en su viñedo ya que estaría en capacidad de conocer el mejor momento para realizar la alternancia del riego para lo cual solo necesitaría instalar medidores de humedad sencillos (como bloques de resistencia eléctrica), apropiadamente calibrados, para determinar el potencial de humedad del suelo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Opazo C., Ortega-Farias S., Fuentes S. 2010. Effects of grapevine (*Vitis vinifera* L.) water status on water consumption, vegetative growth and grape quality: An irrigation scheduling application to achieve regulated deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, 97: 956-964.
- Alsina M.M., Smart D.R., Bauerle T., de Herralde F., Biel C., Stockert C., Negron C., Save R. 2011. Seasonal changes of whole root system conductance by a drought-tolerant grape root system. *Journal of Experimental Botany*, 62: 99-109.
- Antolín M.C., Ayari M., Sánchez-Díaz M. 2006. Effects of partial rootzone drying on yield, ripening and berry ABA in potted Tempranillo grapevines with split roots. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 12: 13-20.
- Araujo F.J., Urdaneta T., Marin M., William L.E. 1998. Effect of irrigation regime on photosynthesis and leaf water potential of *Vitis vinifera* L., (cv. Alphonze Lavallé) in Venezuela. *Acta Horticulturae*, 493: 219-239.
- Azcón-Bieto J., Talón M. 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill Interamericana. Ediciones Universitat de Barcelona.
- Baeza P., Lissarrague J.R., Sánchez de Miguel P. 2007 *Fundamentos, Aplicaciones y Consecuencias del Riego en la vid*, Editorial Agrícola Española S.A.
- Balda P. 2014. Identificación y caracterización completa (ampelográfica, genética, agronómica, enológica, polifenólica aminoacídica, aromática y sensorial) de variedades tintas minoritarias de la D.O.Ca. Rioja. Tesis Doctoral. La Rioja España 326 p.
- Balint G., Reynolds A.G. 2013. Impact of exogenous abscisic acid on vine physiology and grape composition of Cabernet Sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture*, 64(1): 74-87.
- Bauerle, T.L., Smart D.R., Bauerle W.L., Stockert C., Eissenstat D.M. 2008. Root foraging in response to heterogeneous soil moisture in two grapevines that differ in potential growth rate. *New Phytologist*, 179: 857-866

- Bautista D. 1985. El injerto de la vid bajo condiciones tropicales: Prendimiento y mortalidad. *Agronomía Tropical*, 35 (1-3): 69-75.
- Bautista D., Vargas G. 1981. Un enfoque sobre viticultura tropical. II Jornadas de la Escuela Agronomía UCLA. Mimeografiado. 8p.
- Bautista, D. 1995. Factores favorables para el cultivo Tropical de la vid. Trabajo de ascenso Universidad Centroccidental de Venezuela. Postgrado de Horticultura. 156p.
- Bavestrello-Riquelme C., Cavieres L., Gallardo J., Ibacache A., Franck N., Zurita-Silva A. 2012. Evaluación de la tolerancia a estrés por sequía en cuatro genotipos naturalizados de vid (*Vitis vinifera*) provenientes del norte de Chile. *Idesia (Arica)*, 30(3): 83-92.
- Beis A., Zotos A., Patakas A. 2009. Influence of sampling time and sap extraction methodology on xylem pH values in two grapevine varieties grown under drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 67: 305-311.
- Bengough A. G., McKenzie B.M., Hallett P.D., Valentine T.A. 2011. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany*, 62 (1): 59-68.
- Bergqvist J., Dokoozlian N., Ebisuda N. 2001. Sunlight exposure and temperature effects on berry growth and composition of Cabernet sauvignon and Grenache in the Central San Juquin Valle of California. *American Journal of Enology and Viticulture*, 52(1): 1-7.
- Bindon K.A., Dry P.R., Loveys B.R. 2008. The interactive effect of pruning level and irrigation strategy on water use efficiency of *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 29(2): 59-70.
- Bondada B., Shutthanandan J. 2012. Understanding differential responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaf and fruit to water stress and recovery following re-watering. *American Journal of Plant Sciences*, 3: 1232-1240.
- Botía P., Romero P. 2013. Estudio del sistema radicular en vides sometidas a RDC y PRD. Repercusión sobre el estado hídrico y el desarrollo vegetativo. VII Congreso Ibérico de Agroingeniería y Ciencias Hortícolas. Madrid, 26 al 29 de Agosto 2013.

- Bravdo B., Naor A., Zahavi T., Gal Y. 2004. The effect of water stress applied alternately to part of the wetting zone along the season (PRD-Partial Rootzone Drying) on wine quality, yield and water relation of red wine grapes. *Acta Horticulturae*, 664: 101-109.
- Bubola M., Peršurić, D. 2012. Yield components, vegetative growth and fruit composition of 'Istrian Malvasia' (*Vitis vinifera* L.) as affected by the timing of partial defoliation. *Agriculturae Conspectus Scientificus*, 77(1), 21-26.
- Bucchetti B., Matthews M.A., Falginella L., Peterlunger E., Castellarin S.D. 2011. Effect of water deficit on Merlot grape tannins and anthocyanins across four seasons. *Scientia Horticulturae*, 128: 297-305.
- Carvalho L.C., Vidigal P., Amâncio S. 2015. Oxidative stress homeostasis in grape vine (*Vitis vinifera* L.). *Frontiers in Environmental Science*, 3: 1-15.
- Castellarin S.D., Matthews M.A., Di Gaspero G., Gambetta G.A. 2007. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta*, 227: 101-112.
- Centeno A., Baeza P., Lissarrague J.R. 2010. Relationship between soil and plant water status in wine grapes under various water deficit regimes. *Hortechology*, 20(3): 585-593.
- Chalmers M. Kelly G., Krstic M. P. 2004. Partial rootzone drying of *Vitis vinifera* cv 'Shiraz' winegrapes in a semi- arid climate. *Acta Horticulturae*, 664:133-138.
- Chaves M., Zarrouk O., Francisco R., Costa J.M., Santos T., Regalado A.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M. 2010. Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105: 661-676.
- Chávez S., Álvarez A., Ramírez R. 2012. Apuntes sobre algunos reguladores del crecimiento vegetal que participan en la respuesta de las plantas frente al estrés abiótico. *Cultivos Tropicales*, 33(3): 47-56.
- Cifre J., Bota J., Escalona J.M, Medrano H., Flexas J. 2005. Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L): an open gate to improve water-use efficiency? *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 106, 159-170.

- Collins M., Fuentes S., Barlow E. 2010. Partial rootzone drying and deficit irrigation increase stomatal sensitivity to vapour pressure deficit in anisohydric grapevines. *Functional Plant Biology*, 37: 128-138.
- Colmenares L., Tortolero E. 1997. La vitivinicultura en el estado Lara. IV Seminario Internacional de Viticultura y Enología Tropical. Maracaibo, Venezuela. 122p.
- Davies W., Wilkinson S., Loveys B. 2002. Stomatal control by chemical signaling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist*, 153: 449-460.
- Davies W.J., Zhang J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42: 55-76.
- De la Hera M.L., Romero P., Gómez-Plaza E., Martínez A. 2007. Is partial root-zone drying an effective irrigation technique to improve water use efficiency and fruit quality in field-grown wine grapes under semiarid conditions? *Agricultural Water Management*, 87: 261-274.
- de Souza C.R., Maroco J.P., dos Santos T.P., Rodrigues M.L., Lopes C.M., Pereira J.S., Chaves M.M. 2003. Partial rootzone-drying: regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field grown grapevines (*Vitis vinifera* cv Moscatel) *Functional Plant Biology*, 30:653-662.
- de Souza C.R., Maroco J.P., dos Santos T.P., Rodrigues M.L., Lopes C., Pereira J.S., Chaves M. 2005. Control of stomatal aperture and carbon uptake by deficit irrigation in two grapevine cultivars. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106: 261-274.
- Deluc L.G., Quilici D.R., Decendit A., Grimplet J., Wheatley M.D., Schlauch K.A., Mérrillon J.M., Cushman J.C., Cramer G.R. 2009. Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavour and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay. *BMC Genomics*, 10: 212.
- Díaz M. 2001. Ecología experimental y ecofisiología: bases para el uso sostenible de los recursos naturales de las zonas áridas neo-tropicales. *Interciencia*, 26 (10): 472- 478.

- Dodd I.C. 2011. Rhizosphere manipulations to maximize 'crop per drop' during deficit irrigation. Viewpoint, 2454-2459.
- Dodd, I.C. 2007. Soil moisture heterogeneity during deficit irrigation alters root-to-shoot signalling of abscisic acid. Functional Plant Biology, 34: 439-448.
- Doorenbos J., Pruitt W.O. 1977. Guidelines for predicting crop water requirements. Irrigation and Drainage Paper. FAO, Roma. Paper 24. 145 p.
- Dos Santos T., Lopes C.M. Rodrigues M.L., de Souza C.R., Ricardo-da-Silva, J.M., Maroco J.P., Pereira J.S., Chaves M.M. 2007. Effects of deficit irrigation strategies on cluster microclimate for improving fruit composition of Moscatel field-grown grapevines. Scientia Horticulturae, 112: 321-330.
- Dos Santos T., Lopes C.M. Rodrigues M.L., de Souza C.R., Ricardo-da-Silva, J.M., Maroco J.P., Pereira J.S., Chaves M.M. 2005. Effects of deficit irrigation strategies on cluster microclimate for improving fruit composition of field-grown Castelhão grapevines. Vitis, 44(3): 117-125.
- Dos Santos T.P., Lopez C.M., Rodrigues M.L., De Souza C.R., Maroco J.P., Pereira J.S., Silva J.R., Chaves M.M. 2003. Partial rootzone drying: effects on growth and fruit quality of field-grown grapevines (*Vitis vinifera*). Functional Plant Biology, 30: 663-671.
- Dry P. R. 2005. Estrategias para el manejo del déficit de riego de forma de maximizar el uso del agua y la calidad del vino en Australia. Serie Actas-Instituto de Investigaciones Agropecuarias, 39: 187-196.
- Dry P. R., Loveys B.R. 1999. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. Vitis, 38(4): 151-156.
- Dry P.R., Loveys B.R. 1998. Factor influencing grapevine vigour and the potential for control with partial rootzone drying. Australian Journal of Grape and Wine Research, 4: 140-148.
- Dry P.R., Loveys B.R., During H. 2000. Partial drying of the root-zone of grape. I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. Vitis, 39: 3-7.

- Dry P.R., Loveys B.R., McCarthy M.G., Stoll M. 2001. Strategic irrigation management in Australian vineyards. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 35:129-139.
- Dry P.R., Loveys B.R., Stoll M., Steward D., McCarthy, M.G. 2000. Partial rootzone drying- an update. *Australian Grapegrower and Winemaker*, 438: 35-39.
- Du T., Kang S., Zhang J., Li F., Yan B. 2008. Water use efficiency and fruit quality of table grape under alternate partial root-zone drip irrigation. *Agricultural Water Management* 95: 659-668.
- Düring H. 1994. Photosynthesis of ungrafted and grafted grapevines: effects of rootstock genotype and plant age. *American Journal of Enology and Viticulture*, 45(3): 297-299.
- Düring H., Dry, P.R. 1995. Osmoregulation in water stressed roots: responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis*, 34: 15-17.
- Durgbanshi A., Arbona V. Pozo O., Miersch O., Sancho V., Gómez-Cadenas A. 2005. simultaneous determination of multiple phytohormones in plant extracts by liquid chromatography-electrospray tandem mass spectrometry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53: 8437-8442.
- Esteban M.A., Villanueva M.J., Lisarrague J.R., 1999. Effect of irrigation on changes in berry composition of Tempranillo during maturation: sugars, organic acids, and mineral elements. *American Journal of Enology and Viticulture*, 50(4): 418-434.
- Fernandes de Oliveira A., Mameli M.G., de Pau L., Satta D., Nieddu G. 2013. Deficit irrigation strategies in *Vitis vinifera* L. cv. Cannonau under mediterranean climate. Part I - Physiological responses, growth, yield and berry composition. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 34(2): 171-183.
- Ferrandino A., Lovisolo C. 2014. Abiotic stress effects on grapevine (*Vitis vinifera* L.): Focus on abscisic acid-mediated consequences on secondary metabolism and berry quality. *Environmental and Experimental Botany*, 103: 138-147.
- Ferreya R., Selles G., Peralta J., Burgos L., Valenzuela J. 2002. Efectos de la restricción del riego en distintos períodos de desarrollo de la vid cv. Cabernet Sauvignon sobre producción y calidad del vino. *Agricultura Técnica (Chile)*, 62(2): 406-417.

- Ferreira R., Selles G., Peralta J., Valenzuela B. 2004. Effect of water stress applied at different development periods of Cabernet Sauvignon grapevine on production and vine quality. *Acta Horticulturae*, 646: 27-33.
- Flexas J., Bota J., Escalona J.M., Sampol B., Medrano H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal y mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, 29: 461-471.
- Flexas J., Galmés J., Gallé A., Gulías J., Pou A., Ribas-Carbo M., Tomàs M., Medrano H. 2010. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16: 106-121.
- Flexas J., Medrano H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C-3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2): 183-189.
- Fusheng L., Wei C., Zhang F., Zhang J., Nong M., Kang S. 2010. Water-use efficiency and physiological responses of maize under partial root-zone irrigation. *Agricultural Water Management*, (97): 1156-1164.
- Génard M., Fishman S., Vercambre G., Huguet J., Bussi C., Besset J., Habib R. 2001. A biophysical analysis of stem and root diameter variations in woody plants. *Plant Physiology*, 126(1): 188-202.
- Girona J. 2005. Análisis de la respuesta de la viña a la aplicación de la técnica de partial rootzone drying (PRD). *L'innovation en viticulture/oenologie. Station Régionale ITV Midi-Pyrénées*. 18-22.
- Girona J., Marsal J., Mata M., Del Campo J., Basile B. 2009. Phenological sensitivity of berry growth and composition of Tempranillo grapevines (*Vitis vinifera* L.) to water stress. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 15: 268-277.
- Girona J., Mata M., Del Campo J. 2006. The use of midday leaf water potential for scheduling deficit irrigation in vineyards. *Irrigation Science*, 24: 115-127.
- Gómez del Campo M., Ruiz C., Lissarrague J.R. 2002. Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis, and productivity in Chardonnay and Airén grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 53(2): 138-143.

- Gómez del Campo M.V. 1998. Mecanismos de adaptación a sequía en la vid. Evaluación del consumo de agua, crecimiento y desarrollo vegetativo, productividad y eficiencia en el uso del agua de cuatro genotipos de vid (*Vitis vinifera* L.). Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid.
- Gómez del Campo M.V., Baeza P., Ruiz C., Lissarrague J. R. 2005. Effects of water stress on dry matter content and partitioning in four grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 39(1): 1-10.
- Grant O.M., Tronina L., Jones H.G., Chaves M.M. 2007. Exploring thermal imaging variables for the detection of stress responses in grapevine under different irrigation regimes. *Journal of Experimental Botany*, 58(4): 815-825.
- Gu S.L., Du G.Q., Zoldoske D., Hakim A, Cochran R, Fugelsang K, Jorgensenjorgensen G. 2004. Effects of irrigation amount on water relations, vegetative growth, yield and fruit composition of Sauvignon Blanc grapevines under partial rootzone drying and conventional irrigation in the San Joaquin Valley of California, USA. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 79: 26-33.
- Gurovich L., Páez C. 2004. Influencia del riego deficitario controlado sobre el desarrollo de las bayas y la composición química de los mostos y vinos. *Ciencia e Investigación Agraria*, 31:175-186.
- Hardie W.J., Martin S.R. 2000. Shoot growth of de-fruit grapevines: a physiological indicator for irrigation scheduling. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 6: 52-58.
- Hedberg P., Raison J. 1982. The effect of vine spacing and trellising on yield and fruit quality of shiraz grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 33(1): 20-30.
- Hidalgo L. 2002. *Tratado de Viticultura General*. Mundi Prensa. Madrid.
- Hsiao T.C., Xu L.K. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1595-1616.

- Hugalde I.P., Vila H.F. 2014. Comportamiento isohídrico o anisohídrico en vides ¿Una controversia sin fin? *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 40(1): 75-82.
- Hutton R.J., Loveys B.R. 2011. A partial root zone drying irrigation strategy for citrus Effects on water use efficiency and fruit characteristics. *Agricultural Water Management*, 98: 1485-1496.
- Iacono F., Buccella A., Peterlunger E. 1998. Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines. *Scientia Horticulturae* 75(1-2):27-39.
- Ibañez J., Muñoz-Organero G., Zinelabidine L.H., De Andrés M.T., Cabello F., Martínez-Zapater J.M. 2012. Genetic origin of the grapevine cultivar Tempranillo. *American Journal of Enology and Viticulture*, 63: 549-553.
- Ikbāl F., Qsaib S., Faize M., Koussa T. 2014. Biochemical changes in grapevines roots in responses to osmotic stress. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 4(7): 2250-3153.
- Iland P., Bruer N., Edwards G., Weeks S., Wilkes E. 2004. Chemical analysis of grapes and wine: techniques and concepts. Patrick Iland wine promotions. Campbelltown, Australia.
- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2007. Evaluation of grapevine water status from trunk diameter variations. *Irrigation Science*, 26: 49-59.
- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2008. Effects of irrigation on the performance of grapevine cv. Tempranillo in Requena, Spain. *American Journal of Enology and Viticulture*, 59(1): 30-38.
- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2009a. Response of *Vitis vinifera* cv. 'Tempranillo' to partial rootzone drying in the field: water relations, growth, yield and fruit and wine quality. *Agricultural Water Management*, 96: 282-292.
- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2009b. Effects of irrigation on the performance of grapevine cv. Tempranillo in Requena, Spain. *American Journal of Enology and Viticulture*, 59(1): 30-38.

- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2010. Response of grapevine cv. 'Tempranillo' to timing and amount of irrigation: water relations, vine growth, yield and berry and wine composition. *Irrigation Science*, 28:113-125.
- Intrigliolo D.S., Castel J.R. 2011. Interactive effects of deficit irrigation and shoot and cluster thinning on grapevine cv. Tempranillo. Water relations, vine performance and berry and wine composition. *Irrigation Science*, 29:443-454.
- Intrigliolo D.S., Pérez D., Risco D., Yeves A., Castel J.R. 2012. Yield components and grape composition responses to seasonal water deficits in Tempranillo grapevines. *Irrigation Science*, 30:339-349.
- Jiménez-Pérez N., Piña S., Crozzoli R., Casanova M. 2008. Reacción de tres patrones de vid al nematodo de los cítricos, *Tylenchulus semipenetrans*. *Fitopatología Venezolana*, 21(2): 40-43.
- Jogaiah S., Ramteke S.D., Sharma J., Upadhyay A.K. 2014 Moisture and salinity stress induced changes in biochemical constituents and water relations of different grape rootstock cultivars *International Journal of Agronomy*, 1-8. DOI: <http://dx.doi.org/10.1155/2014/789087>.
- Kaiser R.M., Cavagnaro J.B., Ríos M. 2004. Response of Argentinian and European cultivars of *Vitis vinifera* L. to water stress. II. Water relations. *Acta Horticulturae*, 646: 47-54.
- Kala S., Godara A.K. 2011. Effect of moisture stress on leaf total proteins, proline and free amino acid content in commercial cultivars of *Ziziphus mauritiana*. *Journal of Scientific Research*, 55: 65-69.
- Kang S., Zhang J. 2004. Controlled alternate partial root zone irrigation: its physiological consequences and impact on water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407): 2437-2446.
- Kliewer W.M., Brian M.F., Charles H. 1983. Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines: I. Degree of water stress and effect on growth and yield. *American Journal of Enology and Viticulture*, 34(3):186-196.
- Kramer P.J., Boyer J.S. 1995. Water relations of plant and soils. Academic Press. New York.

- Lebon E., Pellegrino A., Gaetan L., Lecoœur J. 2006. Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany*, 98: 175-185.
- Lichtenthaler H. 2004. Estrés y la medida del estrés en plantas. pp. 59-112. En: *La ecofisiología Vegetal: Una Ciencia de Síntesis*. Reigosa M.J., Pedrol N., Sanchez-Moreiras A. (eds). Editorial Thompson. España.
- Lima N.S., Figueiredo M.M., Martins A.O., Deus C.S., Ferraz T.M., Gomes M., Sousa F., Glenn M., Campostrini E. 2015. Partial rootzone drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) effects on stomatal conductance, growth, photosynthetic capacity, and water-use efficiency of papaya. *Scientia Horticulturae*, 183: 13-22.
- Lindorf H., Parisca L., Rodríguez P. 2006. *Botánica*. Ediciones de la Biblioteca UCV. Venezuela.
- Loveys B.R., Dry P.R., Stoll M., McCarthy M.G. 2000. Using plant physiology to improve the water efficiency of horticultural crops. *Acta Horticulturae*, 537: 187-197.
- Loveys B.R., Düring H. 1984. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. II. Absciscic acid changes under semi-arid conditions. *New Phytologist*, 97(1): 37-47.
- Loveys B.R., Stoll M., Dry P.R., McCarthy M.G. 2000. Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops. *Acta Horticulturae*, 537: 187-197.
- Lovisoló C, Hartung W, Schubert A. 2002. Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional Plant Biology*, 29:1349-1356.
- Lovisoló C., Perrone I., Carra A., Ferrandino A., Flexas J., Medrano H., Schubert A. 2010. Drought induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and their hydraulic and non-hydraulic interaction at their whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37: 98-16.
- Lovisoló C., Schubert A. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, 49: 693-700.

- Maroco J.P., Pereira J.S., Chaves M.M. 1997. Stomatal responses to leaf-to-air vapour pressure deficit in Sahelian species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 24: 381-387.
- Martínez de Toda F., Ibañez J., Balda P. 2012. Genetic and ampelographic identification of different grape varieties known as 'Tempranillo' in Rioja (Spain). *Vitis*, 51 (1): 39–40.
- Medrano H., Escalona J.M., Cifre J., Bota J., Flexas J. 2003. A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, 30: 607-619.
- Medrano H., Flexas J. 2004. Relaciones hídricas en las plantas. pp. 253-286. En: *La ecofisiología Vegetal: Una Ciencia de Síntesis*. Reigosa M.J., Pedrol N., Sanchez-Moreiras A. (eds). Editorial Thompson. España.
- Medrano H., Tomás M., Martorell S., Escalona J.M., Pou A., Fuentes S., Bota J. 2014. Improving water use efficiency of vineyards in semi-arid regions. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2): 499-517.
- Medrano H., Tomás M., Martorell S., Escalona J.M., Pou A., Fuentes S., Flexas J., Bota J. 2014. Improving water use efficiency of vineyards in semi-arid regions: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2): 499-517.
- Medrano, H., Escalona, J.M., Cifre, J., Bota, J., Flexas, J., 2003. A ten-year study on the physiology of two Spanish grapevine cultivars under field conditions: effects of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, 30: 607-619.
- Mena A., Martínez J., Chacón J.L., Izquierdo, P. M., García, E., González, A., Fernández-González, M. 2014. El linaje del Tempranillo. I Jornadas del Grupode Viticultura y Enología de la SECH - Retos Actuales de I+D en Viticultura. p. 34-40.
- Moreno L.F. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico .Una revisión *Agronomía Colombiana*, 27(2): 179-191.
- Morgan J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35:299-319.

- Morgan J.M., Condon, A.G. 1986. Water-use, grain yield and osmoregulation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 523-532.
- Mouliá B., Loup C., Chartier M., Allirand J.M., Edelin C. 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany*, 84: 645-656.
- Muñoz R., Pérez J., Pszczółkowski P.H., Bordeu E. 2002 Influencia del nivel de carga y microclima sobre la composición y calidad de bayas, mosto y vino de Cabernet-Sauvignon. *Ciencia e Investigación Agraria*, 29: 115-125.
- Niculcea M., Martínez L., Guadalupe Z., Sánchez M., Ayestarán B., Antolín M. 2015. Characterization of phenolic composition of *Vitis vinifera* L. ‘Tempranillo’ and ‘Graciano’ subjected to deficit irrigation during berry development. *Vitis*, 54: 9-16.
- O’Connell M.G., Goodwin I. 2004. Pear water relations under partial rootzone drying. *Acta Horticulturae*, 664: 453-459.
- Ojeda H., Andary C., Kraeva E., Carbonneau A., Deloire A. 2002. Influence of pre- and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *American Journal of Enology and Viticulture*, 53:(4) 261-267.
- Ojeda H., Deloire A., Carbonneau, A. 2001. Influence of water deficits on grape berry growth. *Vitis*, 40: 141-145.
- Ojeda M., Pire R. 2011. Efecto de la salinidad en dos portainjertos de vid cultivados a pie franco o injertados. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 34(1): 43-52.
- Okamoto, G., Kuwamura, T. and Hirano, K. (2004) Effects of water stress on leaf and berry ABA and berry ripening in Chardonnay grapevines (*Vitis vinifera*). *Vitis*, 43: 15-17.
- Olmo H.P. 1968. The potencial of grape and wine industry in Venezuela. Mimeografiado. C.B.R. Caracas, 30p.

- Ozden M., Demirel U., Kahraman A. 2009. Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H₂O₂. *Scientia Horticulturae*, 119: 163-168.
- Padgett-Johnson M., Williams L.E., Walker M.A. 2000. The Influence of *Vitis riparia* rootstock on water relations and gas exchange of *Vitis vinifera* cv. Carignane scion under non-irrigated conditions. *American Journal of Enology and Viticulture*, 51(2): 137-143.
- Patakas A., Noitsakis B. 2001. Leaf age effects on solute accumulation in water-stressed grapevines. *Journal of Plant Physiology*, 158(1): 63-69.
- Pellegrino A., Lebon E., Simonneau T., Wery J. 2005. Toward a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 11: 306-315.
- Pereyra C.M., Quiriban A. 2014. Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en planta. *Semiárida Revista de la Facultad de Agronomía*, 24(1): 55-67.
- Pérez F. C. 1992. La uva de mesa. Ediciones Mundi Prens. Madrid. 153p.
- Pérez M. 2002. Densidad de plantación y riego: aspectos ecofisiológicos, agronómicos y calidad de la uva en cultivar Tempranillo. Tesis Doctoral. ITACYL, Valladolid, España.
- Perrone I., Gambino G., Chitarra W., Vitali M., Pagliarani C., Riccomagno N., Balestrini R., Kaldenhoff R., Uehlein R., Gribaudo I., Schubert A., Lovisolo C. 2012. The grapevine root-specific aquaporin VvPIP2; 4N controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. *Plant Physiology*, 160 (2): 965-977.
- Petit P. 1993. Respuesta del portainjerto híbrido Criolla Negra y el cultivar de vid Italia a la infección de *Meloidogyne incognita*. *Fitopatología Venezolana*, 6:18-21.
- Petrie P.R., Cooley N.M., Clingeleffer P.R. 2004. The effect of post-veraison water deficit on yield components and maturation of irrigated Shiraz (*Vitis vinifera* L.) in the

- current and following season. Australian Journal of Grape and Wine Research, 10 (3): 203-215.
- Piña S. Bautista D. 2006. Evaluación del crecimiento vegetativo de cultivares de vid para mesa bajo condiciones de trópico semiárido de Venezuela. Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ), 23: 405-416.
- Piña S., Bautista D. 2002. Crecimiento y desarrollo del sarmiento en dos cultivares de vid para vino. Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture, 46: 70-73.
- Piña S., Bautista D. 2004. Ciclo fenológico de cultivares de vid (*Vitis vinifera* L.) para mesa en condiciones tropicales. Bioagro, 16 (1): 9-15.
- Piña S., Bautista D., Pire R. 2012. Desarrollo reproductivo de cultivares de uva para mesa bajo condiciones de trópico semiárido de Venezuela. Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología, 30: 71-80.
- Piña S., Manzano J., Bautista D. 2004. Determinación de algunos parámetros de calidad en doce cultivares de vid (*Vitis vinifera* L.) para mesa en condiciones tropicales. Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture, 48: 155-159.
- Piña S., Porra E., Valor O. 2005. Efecto del área foliar sobre la calidad de la uva en dos cultivares de vid para mesa. Revista Saber, 17: 258-259.
- Pio A., Horst C., Martínez H., Martínez C., Mosquim P. 2001. Características fisiológicas de porta-enxertos de videira em solução salina. Scientia Agricola, 58(1): 139-143.
- Pire R. 1985. Densidad longitudinal de raíces y extracción de humedad en un viñedo de El Tocuyo, Venezuela. Agronomía Tropical, 35 (1-3): 5-20.
- Pire R., Pereira A., Díez J., Fereres E. 2010. Influence of rootstock and irrigation level on water relations of grapevines grown under tropical conditions. Journal of Food, Agriculture and Environment, 8(2): 703-709.
- Pire R., de Freitez Y., de Pire M., Tortolero E. 1989 El riego de la vid. III Respuestas del cultivo. Agronomía Tropical 39 (1-3): 131-149.

- Pire R., de Pire M., Tortolero E., de Freitez Y. 1988. El riego de la vid. II Relaciones hídricas. *Agronomía Tropical*, 38 (1-3): 155-171.
- Pire R., Díez J. 2006. El crecimiento de las raíces de vid en la condición de trópico (10°01'N) de Tarabana, Lara, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 23(4):453-463.
- Pire R., Ojeda M. 1999a. Effects of the irrigation regime on water relations of a table grape and two wine grape cultivars in a semiarid region of Venezuela. *Acta Horticulturae*, 493:97-102.
- Pire R., Ojeda M. 1999b. Vegetative growth and quality of grapevine Chenin Blanc irrigated under three pan evaporation coefficients. *Fruits*, 54(2):135-139.
- Pire R., Pereira A., Díez J., Fereres E. 2007. Evaluación de la tolerancia a la sequía de un portainjerto venezolano de vid y posibles mecanismos condicionantes. *Agrociencia* 41: 435-446.
- Pire R., Pereira A., Díez J., Fereres E. 2010. Influence of rootstock and irrigation level on water relations of grapevines grown under tropical conditions. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 8(2): 703-709.
- Pire R., Tortolero E. 1993. Efecto de la humedad del suelo sobre la brotación de la vid en condiciones tropicales. *Agronomía Tropical*, 43: 75-86.
- Poni S., Bernizzonia F, Civardia S, Gattia M, Porro D, Caminc F. 2009. Performance and water-use efficiency (single-leaf vs. whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root Lambrusco grapevines grown in Po Valley (Italy) *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 129:97-106.
- Poni S., Bernizzoni F., Civardi S. 2007. Response of ‘‘Sangiovese’’ grapevines to partial root-zone drying: gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae*, 114: 96-103.
- Poni S., Intrieri C., Magnanini E. 1998. Set-up, calibration and testing of a custom-built system for measuring whole-canopy transpiration in grapevine. *Acta Horticulturae*, 493: 149-159.

- Pouget R. 1987. Le porte-greffe un factor efficace pour maitriser la vigueur de la vigne et la qualité du vin. Bulletin d'O.I.V., 60: 914-928.
- Prieto J.A., Lebon E., Ojeda H. 2010. Respuesta estomática de variedades de vid al estado hídrico del suelo y al déficit de presión de vapor de agua. Jornadas de Actualización en Riego y Fertirriego, 11-13 agosto 2010, Mendoza, Argentina.
- Pudney S., McCarthy M.G. 2004. Water use efficiency of field grown Chardonnay grapevines subjected to partial rootzone drying and deficit irrigation. Acta Horticulturae, 664: 567-573.
- Rai V.K. 2002. Role of amino acids in plant responses to stresses. Biologia Plantarum, 45(4): 481-487.
- Rajaei H., Yazdanpanah P., Dadbin M., Kamgar A., a Sepaskhah A., Eslamzadeh T. 2013. Comparison of root anatomy and xylem vessel structure in rain-fed and supplementary irrigated 'Yaghooti-Syah Shiraz' grapevine (*Vitis vinifera* L.). Horticulture, Environment, and Biotechnology, 54(4): 297-302.
- Ranganayakulu G.S., Chinta S., Sivakumar R.P. 2015. Effect of water stress on proline metabolism and leaf relative water content in two high yielding genotypes of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) with contrasting drought tolerance. Journal of Experimental Biology and Agricultural Science, 3(1): 97-103.
- Reynolds A.G., Wardle A. 1993. Yield component path analysis of Okanagan Riesling vines conventionally pruned or subjected to simulated mechanical pruning. American Journal of Enology and Viticulture, 44 (2): 173-179.
- Roberts S.K., Snowman B.N. 2000. The effects of ABA on channel-mediated K⁺ transport across higher plant roots. Journal of Experimental Botany, 51: 1585-1594.
- Roby G., Harbertson J.F., Adams D.A., Matthews M.A. 2004. Berry size and vine water deficits as factors in winegrape composition: anthocyanins and tannins. Australian Journal of Grape and Wine Research, 10: 100-107.
- Rodríguez L., Sánchez-Elez M., Sánchez de Miguel P., Lissarrague J. 2011. Efecto en el comportamiento fisiológico y agronómico de la aplicación de diferentes dosis de riego,

- en la variedad Cabernet Sauvignon. En: "XXXIII Jornadas de Viticultura y Enología de la Tierra de Barros", 11/05/2011 - 13/05/2011, Tierra de Barros, Badajoz, España.
- Romero P., del Amor F., Fernández-Fernández J. I., Martínez-Cutillas A., Gil-Muñoz, R. 2014. Efectos del secado parcial de raíces (PRD) y del riego deficitario controlado (RDC) sobre la calidad de la uva Monastrell. I Jornadas del Grupo de Viticultura y Enología de la SECH - Retos Actuales de I+D en Viticultura. p. 303-309.
- Romero P., Dodd I.C., Martínez-Cutillas A. 2012. Contrasting physiological effects of partial root zone drying in field-grown grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Monastrell) according to total soil water availability. Journal of Experimental Botany, 63(11): 4071-4083.
- Romero-Conde A., Kusakabe A., Melgar J.C. 2014. Physiological responses of citrus to partial rootzone drying irrigation. Scientia Horticulturae, 169: 234-238.
- Saeed H., Grove I.G., Kettlewell P.S., Hall N.W., Fairchild I.J., Boomer I. 2015. Hydraulic redistribution from wet to drying roots of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) during partial rootzone drying. Advances in Crop Science and Technology, 3(1): 1-8.
- Salisbury F., Ross C. 2000. Fisiología de las plantas 1: células, agua, soluciones y superficies. Ed. Thomson, Paraninfo S.A., Madrid, España.
- Salisbury F.B., Ross C.W. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana S.A. Mexico.
- Salon J.L., Mendez J.V., Chirivella C., Castel J.R. 2004. Response of *Vitis vinifera* cv. 'Bobal' and 'Tempranillo' to deficit irrigation. Proc. XXVI IHC – Viticulture – Living with Limitations. Acta Horticulturae, 640: 91- 98.
- Samaras Y., Bressan R., Csonka L., García-Ríos M., Paino D., Rhodes D. 1995. Proline accumulation during drought and salinity. pp. 161-187. In: Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation. N. Smirnoff (ed.). BIOS Scientific Publisher Ltd.
- Santesteban L.G., Miranda C, Royo J.B. 2011. Suitability of pre-dawn and stem water potential as indicators of vineyard water status in cv. Tempranillo. Australian Journal of Grape and Wine Research, 17(1): 43-51.

- Santesteban L.G., Miranda C., Royo J.B. 2009. Effect of water deficit and rewatering on leaf gas Exchange and transpiration decline of excised leaves of four grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 121: 434-439.
- Santesteban L.G., Miranda C., Royo, J.B. 2011. Regulated deficit irrigation effects on growth, yield, grape quality and individual anthocyanin composition in *Vitis vinifera* L. cv. 'Tempranillo'. *Agricultural Water Management*, 98(7): 1171-1179.
- Santesteban L.G., Royo J.B. 2006. Water status, leaf area and fruit load influence on berry weight and sugar accumulation of cv. 'Tempranillo' under semiarid conditions. *Scientia Horticulturae*, 109: 60-65.
- Sarker B.C., Hara M., Uemura M. 2004. Comparison of response of two C3 species to leaf water relation, proline synthesis, gas exchange and water use under periodic water stress. *Journal of Plant Biology*, 47 (1): 33-41.
- Schachtman D.P., Goodger J.Q. 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science*, 13: 281-287.
- Schaffer B., Andersen P. 1994. Handbook of environmental physiology of fruit crops. Vol. II. Temperate, Subtropical and Tropical Crops. CRC Pres, Boca Raton, Florida. 320 p.
- Schaller K. 2005. Proline accumulation in grapevine berries during growth and development is a quality indicator? *Bulletin d'O.I.V.*, 78: 321-333.
- Scholander P., Hammel H., Bradstreet E., Hemmingsen E. 1965. Sap pressure in vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148: 339-346.
- Schultz H.R. 1996. Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. *Acta Horticulturae*, 427: 251-266.
- Schultz H.R. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near isohydric and anisohydric behaviour of two field grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell and Environment*, 26(8): 1393-1405.
- Sepaskhah A.R., Ahmadi S.H. 2010. A review on partial root-zone drying irrigation. *International Journal of Plant Production*, 4(4): 241-258.

- Serra I.M. 2014. Grapevine (*Vitis vinifera* L., cv. Pinotage) responses to water deficit modulated by rootstocks. Tesis Doctoral. Stellenbosch University. Stellenbosch, Sudáfrica. 132 pp.
- Sipiora M., Lissarrague J.R. 1999. Diurnal changes in vine water status and gas exchange parameters of *Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo grapevines as influenced by irrigation and pruning level. *Acta Horticulturae*, 493: 109-116.
- Smart R.E., Turckington C.R., Evans J.C. 1974. Grapevine response to furrow and trickle irrigation. *American Journal of Enology and Viticulture*, 25(2): 62-66.
- Sobeih W.Y., Dodd I. C., Bacon M.A., Grierson D., Davies W.J. 2004. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. *Journal of Experimental Botany*, 55 (407): 2353-2363.
- Sousa T.A., Oliveira M.T., Pereira J.M. 2006. Physiological indicators of plant water status of irrigated and non-irrigated grapevines in low rainfall area of Portugal. *Plant and Soil*, 282: 127-134.
- Speirs J., Binney A., Collins M., Edwards E., Loveys B. 2013. Expression of ABA synthesis and metabolism genes under different irrigation strategies and atmospheric VPDs is associated with stomatal conductance in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv Cabernet Sauvignon). *Journal of Experimental Botany*, 64(7): 1907-1916.
- Spreer W., Nagle M., Neidhart S., Carle R., Ongprasert S., Müller J. 2007. Effect of regulated deficit irrigation and partial rootzone drying on the quality of mango fruits (*Mangifera indica* L., cv. 'Chok Anan'). *Agricultural Water Management*, (88): 173-180.
- Steudle E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 51 (350): 1531-1542.
- Stoll M., 2000. Effects of partial rootzone drying on grapevine physiology and fruit quality. Tesis de Doctorado, University of Adelaide, Adelaide, Australia. 231p.
- Stoll M., Loveys B., Dry P. 2000. Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany*, 51, 1627-1634.

- Taiz L, Zeiger E. 2006. Plant Physiology. Cuarta edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Taiz L., Zeiger E. 2002. Plant physiology. Tercera edición, Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Tandonnet J.P., Ollat N., Neveux M., Renoux, J.L. 1999. Effect of three levels of water supply on the vegetative and reproductive development of Merlot and Cabernet Sauvignon grapevines. *Acta Horticulturae*, 493: 301-307.
- Turner N.C., Jones M.M. 1989. Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. pp. 87-103. En: N.C. Turner, P.J. Parker (eds.) *Adaptations of plants to water and high temperature stress*. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Vargas G, Bautista D., Rabbion P. 1994. Evaluación de variedades de vid para vino en condiciones tropicales. *Agronomía Tropical*, 46(1): 18-29.
- Vargas G. 1990. Evaluación de variedades y portainjertos para la producción de uvas bajo condiciones del Estado Lara. Tesis de Maestría. Universidad Centroccidental Lisandro Alvarado. 125p.
- Vilaró F., Canela-Xandri A., Canela R. 2006. Quantification of abscisic acid in grapevine leaf (*Vitis vinifera*) by isotope-dilution liquid chromatography-mass spectrometry. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 386: 306-312.
- Wagner M., Laborem G., Marin C., Medina G., Rangel L. 2003. Contenido de prolina en naranja valencia durante cinco ciclos en función del contenido de humedad en un Fluventic Haplustolls. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 20(2): 119-130.
- Wakrim R., Wahbi S., Tahi H., Aganchich B., Serraj R. 2005. Comparative effects of partial root drying (PRD) and regulated deficit irrigation (RDI) on water relations and water use efficiency in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106: 275-287.
- Wample, R.L., Smithyman, R. 2002. Regulated deficit irrigation as a water management strategy in *Vitis vinifera* production. In: FAO (Eds.), *Deficit Irrigation Practices*, Rome, pp. 89-100.

- Weeks C., Pfeiffer K.A., Auld S.J., 1984. Implications of vineyard development on winemaking. In: Lester, D.C., Lee, T.H. (Eds.), Irrigation, Salinity and Grape Quality. Australian Society of Viticulture and Oenology, Adelaide.
- Wei Q.I., Xue-Qiang G., En-Maol L., Heng Z., Xiao-Fang W., Yuan-Pengl D.. 2007. Effects of partial rootzone drying on the growth of *Vitis vinifera* cv. Malvasia grafted on different rootstocks. Agricultural Sciences in China, 6(5): 567-572.
- Williams L.E. 2001. Irrigation of winegrapes in California. Practical Winery and Vineyard, 23: 42-55.
- Williams L.E., Baeza P. 2007. Relationships among ambient temperature and vapor pressure deficit and leaf and stem water potentials of fully irrigated, field-grown grapevines. American Journal of Enology and Viticulture, 58 (2): 173-181.
- Williams L.E., Dokoozlian N.K., Wample R. 1994. Grape. pp. 85-133. En: Handbook of Environmental Physiology of Fruit Crops, vol. I: Temperate crops. B. Schaffer, P.C. Andersen (Eds.). CRC Press, Orlando.
- Williams L., Trout T. 2005. Relationships among Vine- and soil- based measures of water status in Thompson Seedless vineyard in response to high-frequency drip irrigation. American Journal of Enology and Viticulture, 56(4): 357-366.
- Wilson J.M., Witcombe J.R. 2012. Crops from arid lands. Pp. 35-52. In: Wickens G.E., Field D.V., Goodin J.R (Eds.). Plants for Arid Lands: Proceedings of the Kew International Conference on Economic Plants for Arid Lands. Springer Science and Business Media. 496 p.
- Winkler A., Cook J.A., Kliewer M.W., Lider L.A. 1974. General Viticulture. Wiley. New York.
- Yuste J., Vicente A. 2014. Fotosíntesis, conductancia estomática y potencial hídrico: relación y respuesta como indicadores del estado hídrico del cv. Verdejo, sometido a diferentes regímenes hídricos en la DO Rueda. I Jornadas del Grupo de Viticultura y Enología de la SECH - Retos Actuales de I+D en Viticultura. p. 338- 345.

- Zegbe M., Behboudian H. 2008. Plant water status, CO₂ assimilation, yield, and fruitquality of ‘Pacific Rose TM’ apple under partial rootzone drying. *Advances in Horticultural Science*, 22(1): 27-32.
- Zegbe-Domínguez J.A., Behboudiana M.H., Lang A., Clothier B.E. 2003. Deficit irrigation and partial rootzone drying maintain fruit dry mass and enhance fruit quality in ‘Petopride’ processing tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Scientia Horticulturae*, (98): 505-510.
- Zhang J., Davies W.J. 1987. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. *Journal of Experimental Botany*, 38: 2015-2023.
- Zimmermann M.H., Milburn J.A. 1982. Transport and storage of water. En: *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12B. Pirson A., Zimmermann M.H. (eds.) New York: Springer Verlag.
- Zsófi Z., Tóth E., Rusjan D., Báloa B. 2011. Terroir aspects of grape quality in a cool climate wine region: Relationship between water deficit, vegetative growth and berry sugar concentration. *Scientia Horticulturae*, 127: 494-499.